This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

**Usage guidelines**

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

**About Google Book Search**

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

UC-NRLF
B 3 729 816

W1
AN
204

# Anatomische Hefte.

Herausgegeben

von

**Fr. Merkel** und **R. Bonnet.**

---

Erste Abtheilung:

## Arbeiten aus Anatomischen Instituten.

**IX. Heft.**

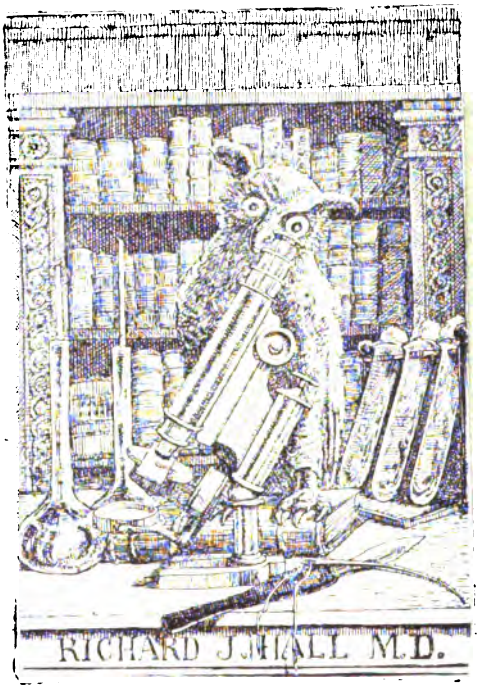
UNIVERSITY OF CALIFORNIA

**Wiesbaden.**
Verlag von J. F. Bergmann.
1893.

12.60

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF CALIFORNIA.

*Class*




LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY
OF
CALIFORNIA

# ANATOMISCHE HEFTE.

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

# ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

**FR. MERKEL** UND **R. BONNET**
O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN.

## ERSTE ABTEILUNG

## ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

## IX. HEFT (III. BAND, HEFT II).

MIT 7 TAFELN.

WIESBADEN.
VERLAG VON J. F. BERGMANN.
1893.

Soeben ist vollständig erschienen:

Die

# Weddas von Ceylon

und die sie

## umgebenden Völkerschaften.

Ein Versuch

die in der

## Phylogenie des Menschen ruhenden Räthsel

der Lösung näher zu bringen.

Von

**Dr. Paul Sarasin** und **Dr. Fritz Sarasin.**

*Ein Folioband von 600 Druckseiten mit in den Text gedruckten Heliogravüren, Holzschnitten, Tabellen und einem Atlas von 84 Tafeln in Heliogravüre und Lithographie.*

*Preis in Mappe: 144 Mark.*

Hier wird uns ein Buch geboten, welches auf lange, wahrscheinlich sogar für immer, als eine Quelle für die gelehrte Anthropologie wird dienen müssen. Die Weddas sind ein kleiner Volksstamm auf umschränktem Gebiete, — die Zahl seiner Individuen betrug nach dem Census von 1881 nur 2228, — voraussichtlich wird die Zeit nicht mehr fern sein, wo sie gänzlich von der Oberfläche unserer Erde verschwinden. Schon seit geraumer Zeit hat längs ihrer weit ausgedehnten Grenzen eine Vermischung mit umwohnenden Stämmen, insbesondere mit Tamilen und Singhalesen, stattgefunden. Was der Tod verschont, das wird in immer weniger erkennbaren Mischformen untergehen. Damit wird dann wieder einer jener wenigen Naturstämme vernichtet sein, die sich noch bis auf unsere Tage ziemlich rein erhalten haben. Freilich haben schon frühere Untersuchungen, an denen sich der Ref. selbst betheiligt hat, gelehrt, dass die Hoffnung hier eine Art von Proanthropoiden anzutreffen, eine vergebliche war, dass die Weddas aber auch mit den Andamanesen, den Negritos und anderen schwarzen Stämmen der weiter östlich gelegenen Inseln keine nähere Verwandtschaft zeigen. Um so mehr ist das Bedürfniss in den Vordergrund getreten, die Möglichkeit anderer Beziehungen zu erörtern, so namentlich ihr Verhältniss zu indischen Stämmen, einerseits zu Hindus, andererseits zu Dravidiern, sowie endlich das zu den Australiern, wohin trotz der weiten Entfernung ihre physische Erscheinung weist. Wir dürfen ferner erwarten, dass die Verfasser, welche länger und inniger, als irgend einer ihrer Vorgänger, durch Aufenthalt im Lande und gegenseitigen Verkehr den so schwer zugänglichen Leuten näher getreten sind, uns neue Ergebnisse ihrer Beobachtung vorlegen werden, aus denen die für die Kulturgeschichte so wichtige Frage beantwortet werden kann, ob es sich um eine primitive Rasse in ursprünglicher Niedrigkeit der Entwicklung oder um die herabgekommenen Reste einer einst höher entwickelten Bevölkerung handelt.

Sämmtliche Abbildungen sind Wiedergaben photographischer Aufnahmen, beide, Original und Copie, in vortrefflichster Weise, scharf und in korrekter Stellung ausgeführt.

*Rud. Virchow i. d. Zeitschrift f. Ethnologie.*

IV.

# DIE NERVENENDIGUNGEN

IN DEN

MACULAE UND CRISTAE ACUSTICAE

VERLAG VON J. F. BERGMANN IN WIESBADEN.


## Grundriss

der

# Pathologischen Anatomie.

er Anatomischen

Von

**Dr. Hans Schmaus,**

I. Assistent am patholog. Institut und Privatdozent an der Universität München.

MIT 191 ABBILDUNGEN.

*Preis M. 12.—*

„Das Werk besteht aus zwei Theilen, einem für die allgemeine und einem für die specielle pathologische Anatomie. Es soll nicht als Repetitorium für bereits gelernte Dinge gelten, wie die meisten der jetzt zahlreich erschienenen Compendien, sondern es soll dem Anfänger ermöglichen, neben den Vorlesungen und Cursen, einen Ueberblick über die vorhandenen Thatsachen zu gewinnen.

Der Inhalt zeigt in der That bei aller Kürze und doch angenehmen Darstellung eine ausreichende Vollständigkeit. . . . . Die **zahlreichen Illustrationen** sind meist **nach Originalzeichnungen** sauber und **schön wiedergegeben** und **werden dem Anfänger das Verständniss ausserordentlich erleichtern.**

16

Das Werk kann also dem jungen Mediciner in jeder Beziehung auf's Angelegentlichste empfohlen werden. **Es ist ein sehr glücklicher Mittelweg von dem Verf. geliefert worden, zwischen den umfangreichen Lehrbüchern und den meist nichts weiter als Definitionen enthaltenden Compendien "**

*Berliner klin. Wochenschrift.*

Soeben ist vollständig erschienen:

Die

# Weddas von Ceylon

und die sie

## umgebenden Völkerschaften.

Ein Versuch

die in der

Phylogenie des Menschen ruhenden Räthsel

der Lösung näher zu bringen.

Von

**Dr. Paul Sarasin** und **Dr. Fritz Sarasin.**

*Ein Folioband von 600 Druckseiten mit in den Text gedruckten Heliogravüren, Holzschnitten, Tabellen und einem Atlas von 8*

*Preis in*

Hier wird uns ein Buch geboten, w
eine Quelle für die gelehrte Anthropologi
Volksstamm auf umschränktem Gebiete,
Census von 1881 nur 2228, — voraussic
gänzlich von der Oberfläche unserer Erd
ihrer weit ausgedehnten Grenzen eine Ve
mit Tamilen und Singhalesen, stattgefun
weniger erkennbaren Mischformen unterg
Naturstämme vernichtet sein, die sich no
Freilich haben schon frühere Untersuchu
gelehrt, dass die Hoffnung hier eine Ar
war, dass die Weddas aber auch mit den
Stämmen der weiter östlich gelegenen
mehr ist das Bedürfniss in den Vorder
zu erörtern, so namentlich ihr Verhältn
dererseits zu Dravidiern, sowie endlich
fernung ihre physische Erscheinung weis
welche länger und inniger, als irgend ei
gegenseitigen Verkehr den so schwer zug
gebnisse ihrer Beobachtung vorlegen wer
tige Frage beantwortet werden kann, ob
Niedrigkeit der Entwicklung oder um
wickelten Bevölkerung handelt.

Sämmtliche Abbildungen sind Wie
und Copie, in vortrefflichster Weise, sch

IV.

# DIE NERVENENDIGUNGEN

IN DEN

# MACULAE UND CRISTAE ACUSTICAE

VON

**M. VON LENHOSSÉK**
IN WÜRZBURG.

---

(Nach einem am 24. Mai 1893 in der siebenten Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Göttingen gehaltenen Vortrag.)

*Mit 4 Figuren auf Tafel XII/XIII.*

Die Endigungsweise des Hörnerven in den Sinnesepithelien des Gehörorganes verdient gewiss in solchem Maasse das Interesse des Histologen wie des Physiologen, dass man es wohl wagen darf, einschlägige Beobachtungen zur allgemeinen Kenntnis zu bringen, wenn sie auch nichts prinzipiell Neues enthalten sollten. Auch eine Bestätigung vorhandener Darstellungen, sofern man über ganz positive Anschauungen verfügt, muss hier ja von Wert sein und gewiss wird die geringste Einzelheit, die man vielleicht dem bereits Bekannten hinzuzufügen in der Lage ist, dem Physiologen willkommen sein, der ja doch hauptsächlich auf die histologischen Befunde angewiesen ist, wenn er sich eine Vorstellung bilden soll von den Vorgängen, die bei der Übertragung der Schwingungen der Endolymphe auf die Endfasern des Hörnerven als spezifische Sinneserregung im Spiele sind.

In seinem grossen Werke[1]) hat Retzius der Endigungsweise der Acusticusfasern im Gehörorgan vor einem Jahrzehnt besondere Beachtung geschenkt und sie an der Hand der Osmium- und Goldfärbung bei den verschiedensten Wirbeltieren einer genauen Untersuchung unterzogen. In den „Allgemeinen Bemerkungen", womit das Werk abschliesst, finden wir Bd. II S. 362 die Ergebnisse, die Retzius hierüber erhielt, übersichtlich

[1]) G. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. Stockholm, Bd. I, 1881 und Bd. II, 1884.

zusammengestellt. Beschränken wir uns hier auf die Angaben über die Nervenendigungen in den Maculae und Cristae acusticae. Bei allen untersuchten Tieren liegen im wesentlichen dieselben Verhältnisse vor. Die Fasern treten bald ungeteilt, bald nach gabeliger Teilung an die Haarzellen heran, um deren Basis in feine Primitivfibrillen aufgesplittert, schalen- oder mantelförmig zu umgreifen, wobei sich je eine Faser mit 2—4 oder 5 Zellen verbindet. Daneben glaubte Retzius noch eine zweite Form der Endigung wahrzunehmen: feine, knotige Fäserchen, die aus dem basalen Gewirr an den Zellen emporsteigen, so dass es den Anschein hatte, als würde auch der obere Teil der Haarzellen von Primitivfibrillen umstrickt. — Aus dieser Darstellung geht ohne weiteres hervor, dass sich Retzius die Beziehungen zwischen Nervenenden und Haarzellen als innigen Kontakt, als unmittelbare Kontiguität, nicht aber als Kontinuität vorstellte und somit, wie wir heute bestimmt wissen, das Richtige traf. Wenn ich dies hier besonders hervorhebe, so geschieht es nicht nur der Wichtigkeit der Sache halber, sondern auch aus einem mehr persönlichen Motiv. In einer früheren Publikation[1]), worin ich die in Rede stehenden Verhältnisse allerdings nur flüchtig berührte, glaubte ich aus der Retzius'schen Darstellung irrtümlicher Weise gerade die entgegengesetzte Meinung entnehmen, d. h. Retzius als Vertreter einer direkten Kontinuität hinstellen zu sollen, wozu ich hauptsächlich durch die von Retzius durchgehends benützten Ausdrücke „direkter Zusammenhang", „direkte Verbindung" verleitet wurde; Retzius verstand aber darunter, dies ist mir nun unzweifelhaft und geht ja aus den Einzelheiten seiner Darstellung bestimmt hervor, nur eine innige Anlagerung, nicht aber eine eigentliche Verschmelzung von Nerv und Zell-

[1]) M. v. Lenhossék, Ursprung, Verlauf und Endigung der sensibeln Nervenfasern bei Lumbricus. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 39, 1892, p. 133.

protoplasma. Die unbedenkliche Benützung dieser allerdings etwas missverständlichen Ausdrücke von Seiten Retzius' wird uns erklärlicher, wenn wir uns vergegenwärtigen, dass jene Alternative damals noch nicht die fundamentale Bedeutung zu besitzen schien, wie heute, dass die Fragestellung, ob Kontakt oder Kontinuität vorliege, zu jener Zeit noch nicht so zugespitzt war, wie nach unseren neueren Aufklärungen über den Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane. Damals handelte es sich nur um eine histologische Detailfrage, heute ist damit eine prinzipielle Entscheidung verknüpft. Denn besteht zwischen Haarzelle und Acusticusfaser bloss ein Kontakt, so sind die Haarzellen nichts weiter als „Sinnesepithelzellen", d. h. umgewandelte Epithelzellen, die von Nervenenden umstrickt sind und das histogenetische Centrum für jene Fasern liegt anderswo. Lässt sich aber zwischen beiden ein unmittelbarer Zusammenhang nachweisen oder mit anderen Worten, gehen die Fasern aus den Zellen direkt als deren Ausläufer hervor, dann erkennen wir in den Haarzellen echte Nervenzellen, die im Epithel sitzen geblieben sind, „Sinnesnervenzellen", Ursprungszellen sensibler Fasern, wie sie uns in den Riechzellen der Regio olfactoria und den von mir (a. a. O.) und Retzius[1]) nachgewiesenen sensibeln Zellen in der Epidermis der Lumbriciden entgegentreten.

Greifen wir noch aus den zahlreichen Einzeldarstellungen die Retzius von diesen Verhältnissen giebt, diejenige heraus, die sich auf das Kaninchen bezieht (Bd. II, S. 275), nicht nur weil sie die ausführlichste ist, sondern auch aus dem Grunde, weil das Objekt, woran unsere eigenen Untersuchungen angestellt wurden, von den von Retzius benützten Tieren dem Kaninchen am nächsten steht. Überlassen wir zunächst Retzius selbst das Wort. „Die markhaltigen Nervenfasern treten bündelweise oder

[1]) G. Retzius, Das Nervensystem der Lumbricinen. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, Bd. III, Stockholm 1892, S. 1.

einzeln durch die membranöse Wand und ihre oberste dünne helle Schicht, die sog. Basalmembran, hindurch, geben, wie gewöhnlich, kurz vor ihrem Austreten ihre Markscheide ab und dringen verschmälert als nackte, blasse Achsencylinder in das Epithel hinaus." „Sie steigen dann zwischen den Fadenzellen mehr oder weniger senkrecht bis ungefähr zur halben Höhe des Epithels empor; hier biegen sie nach der Seite um und verlaufen eine Strecke in horizontaler Richtung; dann teilen sie sich oft dichotomisch oder verbreitern sich nur und umfassen die unteren Enden von gewöhnlich zwei, zuweilen auch drei oder vier Haarzellen." Beim Kaninchen gelang es Retzius nicht, die Gegenwart von aufsteigenden Ästchen mit voller Sicherheit nachzuweisen; zwar bemerkte er sowohl an den Maculae wie an den Cristae acusticae häufig feine, körnig-variköse Fäserchen den Zellen anhaften und sie umstricken, vermochte sich indes von deren Nervennatur nicht mit Bestimmtheit zu überzeugen.

Nach der ausführlichen Mitteilung des schwedischen Forschers ruhte die Angelegenheit eine Reihe von Jahren, was man ja auch begreiflich finden wird, war es doch bei der Genauigkeit, mit der Retzius diese Verhältnisse verfolgt hatte, nicht anzunehmen, dass es möglich wäre, an der Hand der schon von ihm benützten Verfahren über die von ihm erzielten Resultate wesentlich herauszukommen. Es bedurfte neuer Methoden, um hier das Interesse von Neuem anzufachen. Erst seit der allgemeineren Verbreitung unserer zwei neuen, für die Erforschung des Nervensystems so bahnbrechenden Methoden: der Methylenblaufärbung und der Golgi'schen Methode tauchen wieder neue einschlägige Arbeiten auf.

Das erstere der beiden Verfahren, die Ehrlich'sche Methylenblaufärbung, wurde hier wohl zuerst von Retzius selbst versucht, aber, wie er selbst angiebt, erfolglos. Erst die fleissige,

unter Merkel's Leitung ausgeführte Arbeit Niemack's[1]) brachte uns gelungene Methylenblaubilder der Endigungen des Hörnerven in den Maculae und Cristae acusticae. Niemack's Darstellung beruht hauptsächlich auf Untersuchungen am Frosche. Von der ausführlich behandelten Technik der Ehrlich'schen Methode können wir hier wohl absehen; nur soviel sei erwähnt, dass teils Flächenansichten und Zupfpräparate untersucht, teils auch mit dem Gefriermikrotom Schnitte angefertigt wurden. Das wesentlichste Ergebnis, das wir der Arbeit entnehmen können, besteht in dem Nachweis, dass die Acusticusfasern in den untersuchten Sinnesepithelien frei, ohne Verbindung mit den Sinneszellen endigen. Beim Frosche fand Niemack im einzelnen folgende Verhältnisse. Das Nervenbündel verteilt sich an der Macula und sendet seine marklos gewordenen Achsencylinder nach Durchsetzung der Basalmembran in das Epithel hinein. Hier teilen sich sofort alle Achsencylinder dicho- und trichotomisch, wobei die nach allen Richtungen hin auseinanderfahrenden Fasern „sich wiederholt querverlaufende, Anastomosen bildende Fädchen zusenden." So kommt an der unteren Epithelgrenze, d. h. zwischen Basalmembran und Epithel ein sehr weitmaschiges, unregelmässiges Netz zu stande. Daraus steigen nun feine Fäserchen empor, um im Epithel selbst einen zweiten höchst engmaschigen, mit zahllosen Varikositäten ausgestatteten, horizontalen Plexus zu bilden, der siebförmig gestaltet ist, indem er für die hindurchgesteckten Stützzellen Löcher aufweist. Das Geflecht liegt in einer tieferen Ebene als die unteren Enden der Haarzellen, denn daraus erheben sich erst nach Niemack die feinen Fäserchen, die zu den Haarzellen gehen, um sich an sie in irgend einer beliebigen Richtung anzulegen und an ihnen anscheinend mit feinen Knöpfchen zu endigen. „Ausser diesen

[1]) J. Niemack, Maculae und Cristae acusticae mit Ehrlich's Methylenblaumethode. Merkel und Bonnet's Anatomische Hefte, Bd. II, 1892, S. 207.

treten noch andere Fäserchen auf, welche ohne merkbare Beziehung zu Zellen bis zur Oberfläche verlaufen und dort in der Höhe der Limitans entweder mit einer keulenförmig langgezogenen oder kolbenförmigen starken Anschwellung endigen." Letztere scheinen in der Randregion der Macula zahlreicher zu sein. Ausführlich geht Niemack auf die Haarzellen ein, die bei der Methylenblaufärbung einen violetten Mantel erkennen lassen. Niemack deutet diesen keineswegs — wie das frühere Untersucher, sofern sie mit anderen Methoden ähnliche Bilder erhalten hatten, thaten — als den Ausdruck eines pericellulären Fibrillennetzes, sondern als „eine Art Zwitterschicht, halb Nerv, halb Plasma", die zwischen das Nervenende und die Zellsubstanz eingeschaltet sei, sodass also nach Niemack weder eine Kontiguität, noch aber eine unmittelbare Kontinuität beider vorliegen würde. — Viel fragmentarischer sind die Angaben Niemack's über die Verhältnisse bei Säugern, von denen das Kalb und das neugeborene Kaninchen untersucht wurden, und wir dürfen aus der etwas verschwommenen Figur 5 trotz der Versicherung des Verfassers, „die Methode habe sich auch hier bewährt", unbedenklich den Schluss ziehen, dass die Methylenblaufärbung offenbar wegen der grösseren technischen Schwierigkeiten hier nicht so klare Anschauungen gewährt habe, wie beim Frosche. Auch hier konnte Niemack an der unteren Epithelgrenze ein sehr weitmaschiges Fasernetz, ganz ähnlich dem beim Frosch beschriebenen, nachweisen, während er sich vom Vorhandensein eines innerhalb des Epithels gelegenen engmaschigen Siebplexus nicht zu überzeugen vermochte. Aus diesem Netz steigen nun Fasern empor, die eine ausgesprochene granulierte Beschaffenheit zeigen. Diese „granulierte Masse" weicht in der Höhe der Haarzellen becherförmig auseinander, und in sie fügt sich, eng von ihr umschlossen, die Haarzelle ein, in den centralen Partieen der Macula nur je eine oder zwei, in der Randregion jeweilen mehrere. Verf. stellt also für Säuger

die fibrilläre Umspinnung der Zellen sowie überhaupt das Zerfallen des Achsencylinders in Fibrillen in Abrede, wodurch er sich der gleich zu erwähnenden Darstellung Kaiser's nähert.

Hier wäre noch eine kurze Mitteilung von Geberg[1]) zu erwähnen, die sich zwar ausschliesslich auf die Nervenendigungen im Corti'schen Organ bezieht, aber aus dem Grunde angeführt werden darf, weil sie mit Niemack's Arbeit nicht nur in der angewendeten Methode, sondern auch in dem Nachweis der freien Endigung der Acusticusfasern an den Haarzellen übereinstimmt. Die Endfibrillen des N. acusticus liegen nach Geberg den Haarzellen nur an, hängen aber mit ihnen nicht zusammen.

Die Golgi'sche Methode wurde zur Untersuchung der Nervenendigungen im Gehörorgan zuerst wohl von O. Kaiser[2]) herangezogen, indes geht aus dem Text und noch überzeugender aus den Abbildungen der Arbeit unzweifelhaft hervor, dass dieser Forscher mit der Methode keine gelungene Nervenfärbung erhielt. So beruht denn auch die Darstellung, die Kaiser von den Nervenendigungen giebt, ohne Frage auf Bildern, die mit anderen Methoden, als die Golgi'sche, namentlich der Osmiumfärbung erzielt wurden, woraus sich auch deren eigenartiger Charakter erklärt. Denn nach Kaiser's Überzeugung löst sich der Achsencylinder, an der Basis der Haarzelle angelangt, nicht, wie das Retzius dargestellt hatte, in einzelne Fibrillen auf, sondern breitet sich ungeteilt zu einem kelchartigen Gebilde, einer „soliden Schale" aus, worin die Zelle mit ihrer ganzen unteren Hälfte wie das Ei im Eierbecher steckt. Dieser nervöse Kelch besteht also keineswegs aus Fibrillen, sondern

---

[1]) A. Geberg, Über die Endigung des Gehörnerven in der Schnecke der Säugetiere, Anat. Anzeiger, Jahrg. VIII, 1892, S. 20.

[2]) O. Kaiser, Das Epithel der Cristae und Maculae acusticae. Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. II, 1891, S. 181.

aus einer hyalinen Grundsubstanz, in welche zahlreiche stark lichtbrechende Körnchen eingelagert sind.

Retzius[1]) kommt das Verdienst zu, die Golgi'sche Methode auf diesem Gebiete zuerst mit Erfolg angewendet, oder vielleicht genauer — um auch Van Gehuchten gerecht zu werden, der die Sache gleichzeitig in Angriff nahm (s. unten) — das Verdienst, die so klaren und beweisenden Bilder, die man über die Nervenendigungen im Gehörorgan mit der Versilberungsmethode erhält, zuerst beschrieben und abgebildet zu haben. Wie Niemack in seiner ungefähr gleichzeitig erschienenen Arbeit, konnte auch Retzius mit voller Bestimmtheit den Nachweis führen, dass es sich sowohl in den Maculae und Cristae acusticae wie auch im Corti'schen Organ durchgehends um eine freie Nervenendigung handelt, wodurch diese so wichtige Frage, über die Retzius nach eigenem Zugeständnis auch nach seiner früheren in ähnlichem Sinne lautenden Darstellung noch immer gewisse Zweifel hegte, zur endgültigen Entscheidung gebracht werden konnte. Aber während bei Niemack dieser fundamentale Thatbestand nicht besonders hervorgehoben und nicht weiter besprochen wird, finden wir ihn bei Retzius wie er es verdient, ausführlich beleuchtet und gewürdigt, auf dem Boden unserer neuen Anschauungen über den Aufbau des Nervensystems. Benützt wurden hauptsächlich Hühnerembryonen aus verschiedenen Perioden und neugeborene und einige Tage alte Mäuse. Im ganzen ergaben die Befunde von Retzius eine Bestätigung seiner früheren Darstellung. Beim 11tägigen Hühnchen sah er die Fasern im Epithel mehr oder weniger senkrecht emporsteigen, um an der Zone unter den Haarzellen angelangt, knotenförmig anzuschwellen und von hier aus eine Anzahl von Ästen abzugeben. Zuweilen theilt sich die Faser

[1]) G. Retzius, Die Endigungsweise des Gehörnerven. Biologische Untersuchungen, Neue Folge III, Stockholm 1892, S. 29.

schon während ihres Aufsteigens dichotomisch und jede der beiden Äste bildet dann eine besondere Verästelung für sich. Die Äste gehen nach verschiedenen Richtungen aus und sind fein und knotig-varikös. Einige von den Ästen laufen seitlich unter den oberen Enden der Haarzellen, um sich schliesslich ebenfalls zwischen den Haarzellen nach oben zu wenden und früher oder später zuweilen in der Nähe der Oberfläche frei zu endigen. Von den Knoten oder dessen ersten Ästen biegen hier und da Äste nach unten hin ab, um entweder nach kurzem Verlauf zu endigen, oder, wieder nach oben umbiegend, die Zone unter den Haarzellen wieder zu erreichen. Im ganzen bilden die Endigungen der Acusticusfasern im Epithel Büschel, die aber von verschiedener Gestalt und Grösse, bald ziemlich einfach, bald reichlich erscheinen können. Bei der Maus, von welcher neugeborene bis zweiwöchentliche Tiere an Frontalschnitten untersucht wurden, liegen die Verhältnisse im wesentlichen gleich. Die Verzweigung der in das Epithel eindringenden Fasern erfolgt darin bald tiefer unten, bald höher oben, die Äste biegen sich oft nach der Seite, tangential um und verlaufen in dieser Richtung eine Strecke, um dann in der Regel nach oben zwischen den Haarzellen emporzusteigen und in der Umgebung der Haarzellen frei zu endigen.

Gleichzeitig und unabhängig von Retzius hat auch Van Gehuchten[1]) das Chromsilberverfahren für die Untersuchung des Gehörorganes verwertet, da indes die betreffende Mitteilung erst nach der Retzius'schen Arbeit, ja direkt auf deren Veranlassung erschien, so giebt Van Gehuchten selbst die Priorität Retzius' zu und beschränkt sich darauf, die Retzius'schen Befunde unter Vorlegung einiger gelungenen Abbildungen in den wesentlichsten Punkten zu bestätigen, vor allem die freie Endigungsweise der Acusticusfasern zwischen den Haarzellen.

[1]) A. van Gehuchten, Contribution à l'étude des Ganglions cérébro-spinaux. La Cellule, t. VIII, 1892, p. 226.

Auch Ramón y Cajal bespricht in seiner das gesamte Nervensystem umfassenden bündigen Übersicht[1]) in aller Kürze die Nervenendigungen im Gehörorgan, wobei er sich, auf Grund eigener Untersuchungen, die gleich denjenigen von Retzius und Van Gehuchten an der Maus angestellt wurden, ganz an den ersteren Forscher anschliesst. Merkwürdigerweise aber zeigt die beigefügte Abbildung Fig. 21 einen etwas anderen Typus in der Verästelungsweise der Nervenfasern, als die Retzius'schen Zeichnungen. Ich kann gleich hinzufügen, dass dieses Bild auch mit meinen eigenen Erfahrungen kontrastiert. Denn während Retzius die Endfasern erst innerhalb des Epithels in der Zone der Haarzellen in ihre hauptsächlich in der Horizontalebene ausgebreitete dendritische Verzweigung zerfallen lässt, sehen wir an der Cajal'schen Zeichnung die Teilung schon unter dem Epithel vor sich gehen und die Teilungsäste als starre unverzweigte Fasern alle einfach senkrecht zwischen den Epithelzellen nach der Oberfläche hinziehen.

Die letzte Publikation über unseren Gegenstand ist eine kurze Mitteilung von H. Ayers in Milwaukee[2]). Die Ergebnisse, zu denen Ayers kam, enthalten für den Leser eine kleine Überraschung, denn sie sind denen von Retzius, Van Gehuchten, Cajal und Niemack diametral entgegengesetzt. Schon früher hat Ayers bei seinen Untersuchungen, die er mit den gebräuchlichen Färbungsmethoden über den feineren Bau des Gehörorganes angestellt hatte[3]), die Überzeugung gewonnen, dass die Haarzellen an ihrem unteren Pol alle direkt in die Acusticusfasern übergehen. Umsomehr erstaunt

[1]) S. Ramón y Cajal, Nuevo concepto de la Histología de los Centros Nerviosos. Barcelona, Heinrich y Ca, 1893, S. 56.

[2]) H. Ayers, Über das peripherische Verhalten des Gehörnerven und den Wert der Haarzellen des Gehörorganes. Anat. Anzeiger, Jahrg. VIII, 1893, S. 435.

[3]) H. Ayers, The vertebrate ear. Journal of Morphology, Vol. VI, 1 and 2, 1892.

war er nun, als er die Retzius'schen Figuren Golgi'scher Präparate des Gehörorganes in die Hände bekam, die alle eine freie Endarborisation der Nervenfasern zeigen. Von vornherein überzeugt, dass jene Angaben und Abbildungen auf unvollkommener Färbung beruhen, liess er „mit dem Chromsilberverfahren eine Reihe von Ohrpräparaten (meistenteils von Sus) herstellen", die denn auch seine Voraussetzung vollkommen bestätigten. In allen Fällen, wo eine gelungene Schwärzung der Haarzellen eingetreten war, sah er aus deren Basis eine Nervenfaser hervorgehen, die er in günstigen Fällen wieder bis in eine Zelle des Ganglion cochleare verfolgen konnte. So gelang ihm denn „den von mehreren berühmten Anatomen seit einem halben Jahrhundert ersehnten sicheren Beweis der Kontinuität der Gehörnervenfäserchen mit den Haarzellen festzustellen." Die Endigungsweise der Riech- und Hörnerven ist nach ihm prinzipiell dieselbe. In beiden Fällen wachsen sie aus embryonalen Epithelialzellen als centripetal verlaufende Fortsätze hervor. Noch sei, als von den Darstellungen der anderen Forscher abweichend, die Angabe hervorgehoben, dass die Nervenzellen des Ganglion spirale cochleae durchaus nicht alle bipolar seien, sondern dass neben den allerdings in der Mehrzahl vorhandenen bipolaren Formen nicht selten auch noch multipolaren Zellen mit 3 bis 6 oder noch mehr Fortsätzen vorkommen sollen.

---

Meine eigenen Erfahrungen, zu denen ich nun übergehe, beziehen sich auf dasselbe Objekt, das von Retzius, Van Gehuchten und Cajal zur Untersuchung hauptsächlich benützt wurde, auf die Maus, und zwar bediente ich mich gleich jenen Forschern neugeborener und einige Tage alter Tiere, bis zum 10. Tage. Während das Corti'sche Organ zu dieser Zeit noch durchaus nicht zu seiner endgültigen Gestaltung

differenziert ist, zeigen Maculae und Cristae acusticae schon ein Verhalten, das sich von demjenigen beim vollkommen entwickelten Tiere kaum unterscheidet, wenigstens was die Beschaffenheit und Anordnung der Zellen betrifft; für die feineren Verhältnisse der Nervenendigungen wird man dies freilich, so lange man sie nicht auch beim ganz reifen Tiere mit der Golgi'schen Methode untersucht hat, nicht in jeder Einzelheit mit Bestimmtheit vertreten können. Es wäre ja möglich, dass sich in geringen Details später noch gewisse Veränderungen einstellen, indess wird man wohl nicht fehlgehen, wenn man annimmt, dass solche Veränderungen, wenn sie überhaupt erfolgen, sich nur auf sehr nebensächliche Punkte beziehen.

Es mag hier eine kurze technische Anleitung Platz finden für denjenigen, der sich etwa selbst von der Richtigkeit des hier mitgeteilten überzeugen oder, ohne eine solche kritische Absicht, sich einfach derartige Präparate zu Demonstrationszwecken anfertigen wollte. Man bringt die ganze Schädelbasis (Schädeldach, Hirn und Unterkiefer werden entfernt) für 3—4 Tage in etwa 30 ccm der bekannten Golgi'schen Mischung ($3^1/_2$% Kali bichromicum = 24 ccm[1]), 1% Osmium = 6 ccm), überträgt das Stück dann, nachdem man es etwas auf Filtrierpapier abgetrocknet hat, für 2 Tage in ungefähr ebensoviel 1%ige Silberlösung. Älteren Silberlösungen ist vor frischen der Vorzug zu geben, doch führt auch eine frische Lösung zum Ziele, sofern ihr eine Spur Ameisensäure (1 Tropfen auf 300 g) zugesetzt ist. — Diese einfache Behandlung liefert aber für unsere Zwecke selten befriedigende Resultate; es empfiehlt sich vielmehr stets die von R. y Cajal eingeführte „doppelte Methode" anzuwenden, d. h. die in der angegebenen Weise bereits behandelten Stücke für

[1]) Ausführlichere Anleitung zur Golgi'schen Methode findet man in meiner Zusammenstellung: Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte neuester Forschungen. Berlin 1893.

2 Tage nochmals in das Osmio-bichromgemisch (man kann sich der schon einmal benützten Lösung, sofern sie noch etwas Osmium enthält, bedienen) und für weitere 2—3 Tage in Silberlösung zu bringen. Dann kann man fast mit Sicherheit auf Erfolg rechnen. Zur Verarbeitung taucht man das Stück zunächst auf etwa eine Viertelstunde in absoluten Alkohol, für eine Minute in eine mitteldicke Celloidinlösung, und befestigt es dann mit einigen Tropfen Celloidin oder Photoxylin, die man auf der Luft auftrocknen lässt, horizontal, mit der Basis nach unten auf Kork oder noch besser auf Hollundermark. Man kann das Festhalten des Stückes durch Daraufblasen beschleunigen. Geschnitten wird mit dem Mikrotom unter Befeuchtung mit 80%igem Alkohol. Die Schnitte dürfen nicht dünner als etwa 0.06—0.08 mm ausfallen; die im Gange befindliche Verknöcherung verursacht bei dieser Schnittdicke keine Schwierigkeiten, was wohl zum Teile der entkalkenden Wirkung des Golgi'schen Gemisches zuzuschreiben ist. Sie werden mit dem nebenstehenden Mikroskop gleich auf den Ausfall der Reaktion geprüft; ist diese in befriedigender Weise eingetroffen, so entwässert man sie in absolutem Alkohol und hellt sie in Nelkenöl, worin sie nur ganz kurz verbleiben dürfen und noch einen Augenblick in Xylol oder Toluol auf. Aufgehoben werden die Schnitte in Xyloldamarlack, ohne Benützung eines Deckglases. Noch wäre hinzuzufügen, dass man dem Auseinanderfallen des Schnittes während des Mikrotomierens dadurch vorbeugen kann, dass man jeweilen auf die Schnittfläche mit dem Glasstab eine dünne Schichte diluierten Celloidins aufträgt und den Schnitt erst anfertigt, nachdem diese ein bischen eingetrocknet ist.

Horizontalschnitte eignen sich nur vortrefflich zur Untersuchung des Gehörorganes. Man erhält nicht nur richtige Anschauungen von den Maculae und Cristae acusticae, sondern hat auch den Vorzug, die Schnecke in der Achse des Modiolus getroffen zu haben. Frontalschnitte der Schädelbasis, wie sie

von Retzius vorgezogen wurden, geben allerdings ebensogute Bilder, doch ist deren Anfertigung nicht so bequem, wie die der Horizontalschnitte. —

Ist nun die Imprägnation gelungen, und das wird wohl — sofern man sich an die angeführten Massregeln hielt — sehr oft der Fall sein, so gewähren die Schnitte in vielen Beziehungen die überraschendsten, instruktivsten Bilder. Denn nicht nur die Nervenendigungen im Gehörorgan, nicht nur die Zellen der Acusticusganglien treten darin elegant in die Erscheinung, sondern es kommen häufig noch viele andere interessante Dinge mit wunderbarer Klarheit zur Ansicht. Man sieht fast immer imprägnierte Zellen in den Ganglien der Hirnnerven, namentlich im Ganglion Gasserii und kann die T-förmige Teilung ihres Fortsatzes leicht verfolgen. Auch das Ganglion cervicale superius weist oft imprägnierte Zellen auf, die sich durch ihre Multipolarität und ihren ganzen Typus von den Zellen der Cerebrospinalganglien ausserordentlich scharf unterscheiden. Häufig wird man weiterhin gelungene Bilder der Riechschleimhaut bekommen und darin das Verhalten der sich an ihrem unteren Pol in eine Olfaktoriusfaser fortsetzenden Riechzellen sowie der freien Nervenendigungen studieren können. Seltener gelingt es, an der Netzhaut die schwarzen Zeichnungen hervorzurufen, während der Optikus bis zu seinem Eintritt in den Augapfel sehr häufig imprägniert erscheint. An den Augenmuskeln imprägnieren sich fast immer motorische Nervenendigungen in grosser Anzahl, schon etwas seltener die Nervenendigungen in der Haut. Damit ist nur ein Teil all der interessanten Dinge erschöpft, die uns derartige Präparate bei günstigem Ausfall der Imprägnation und natürlich auch bei genauer und sachkundiger Durchsicht enthüllen, aber vielleicht genug, um manchen von den Lesern dieses kurzen Aufsatzes zur Wiederholung dieser Versuche zu veranlassen.

Aus meinen Präparaten geht nun, um das prinzipiell wich-

tigste Ergebnis, zu dem ich gekommen bin, gleich vorauszuschicken, ebenso wie aus denen von Retzius, Van Gehuchten und Cajal unzweifelhaft die Thatsache hervor, dass die Endigungen der Acusticusfasern in den Sinnesepithelien des Gehörorganes, in den Maculae und Cristae acusticae wie in der Papilla acustica basilaris stets unter dem Bilde freier Verästelungen erfolgen, und dass die Beziehungen der Endfasern zu den Haarzellen allenthalben auf einfachem Contakt beruhen. Das histogenetische und offenbar auch das trophische Centrum für jene Fasern liegt in den Ganglien des Hörnerven. Aus den Ganglienzellen dieser wachsen sie in der ersten Entwickelung nach zwei Richtungen hin, nach dem Gehirne und dem peripherischen Endapparate hin, hervor, um sich schliesslich hier wie dort in freie Endarborisationen aufzusplittern.

Eine sekundäre Verbindung dieser Fasern mit anderen Zellgebilden besteht nicht und würde ja auch mit den wichtigsten Strukturprinzipien, die sich aus den neueren Erfahrungen über den feineren Bau des Nervensystems ableiten lassen, in schärfstem Widerspruche stehen. Wenn Ayers die aus einer Nervenzelle als deren direkter Ausläufer hervorgehende Faser unbedenklich wieder in eine andere Zelle einmünden lässt, ohne wenigstens die Fremdartigkeit dieses Befundes zu betonen, so zeigt dies eben, dass er sich mit den neueren Ergebnissen der Nervenhistologie nicht genügend vertraut gemacht hat, dass ihm eine der fundamentalsten Verallgemeinerungen, zu denen uns die Forschungen der letzten Jahre auf dem einschlägigen Gebiete berechtigt haben, die Erkenntnis, dass das gesamte Nervensystem aus selbständigen Nerveneinheiten oder Neuronen (das Neurōn im Singular), wie sie Waldeyer benannt hat, besteht, dass alle Nervenfasern also nur auf der einen Seite mit einer Nervenzelle zusammenhängen, auf der anderen stets frei auslaufen — nicht recht klar geworden ist. Nun wäre es ja immerhin möglich,

dass neben den im Ganglien spirale und cochleare entspringenden Elementen, die in den Endapparaten natürlich frei auslaufen müssen, noch ein zweites System von Fasern vertreten sei, Elemente, die ihren Ursprung gleich den Olfactoriusfasern ganz an der Peripherie, aus den Haarzellen nehmen und in ihrem centripetalen Verlaufe die Ganglien einfach durchsetzen würden, ohne Beziehungen zu deren Zellen einzugehen. Auch Retzius stellt die Möglichkeit solcher Fasern auf, allerdings nur um sie gleich als thatsächlich nicht verwirklicht zurückzuweisen. Auch ich vermisse alle Anhaltspunkte für die Annahme einer solchen Ursprungsweise; überall, wo sich nur an meinen Präparaten die Endigungen der Hörnerven in den Epithelien geschwärzt hatten, stellten sie sich als freie terminale Verästelungen dar. Ich zögere daher keinen Augenblick zu behaupten, dass der so kategorische Widerspruch des amerikanischen Forschers gegen die Retzius'schen Angaben auf einem offenbar durch eine vorgefasste Meinung geförderten Beobachtungsfehler beruht. Es liegt ja auf der Hand, dass bei dem innigen Kontakt zwischen der Haarzelle und der sich daran anschmiegenden Faser die intensive Schwärzung beider das Trugbild einer direkten Kontinuität vortäuschen kann. Aber schon der Umstand — der ja bei halbwegs gelungener Imprägnation Niemandem entgehen kann — dass die Fasern nicht ungetheilt an die Haarzellen herantreten, wie etwa die Olfactoriusfasern an die Riechzellen, sondern sich im Epithel in der Zone der unteren Enden der Haarzellen zu reichlichen dendritischen Verästelungen aufsplittern und so hier ein drittes Geflecht bilden, muss ja ein solches Trugbild als solches erkennen lassen.

Die Nervenzellen der Acusticusganglien (Fig. 1) unterliegen leicht der Golgi'schen Imprägnation und zeigen dabei stets so scharfe und glatte Ränder, dass eine Auflagerung von Chromsilberniederschlägen auf ihrer Oberfläche, wie wir ihr bei den zentralen Nervenzellen nicht selten begegnen, hier mit Bestimmtheit aus-

zuschliessen ist. Vom Kern wird man selten etwas wahrnehmen. Die Form der Zellen ist meist regelmässig elliptisch, doch weisen manche an ihren Rändern kleine napfförmige Vertiefungen, Druckerscheinungen von Seiten benachbarter Zellen, auf. Bei den Zellen des Ganglion spirale gelang es mir ab und zu, den peripherischen Fortsatz bis zu seiner Endigung im Corti'schen Organ im Zusammenhange zu verfolgen, bei denen das Ganglion vestibulare, die von dem Gebiet ihrer Endigung etwas entfernter liegen, bekam ich die Zellen und die terminalen Verästelungen ihres epithelialen Ausläufers nie auf ein und demselben Schnitte zu Gesicht. So oft sich nur die Zellen, mitsammt ihrer Fortsätze imprägniert hatten, ergaben sie sich sowohl im Ganglion vestibulare wie im cochleare als bipolar, und zwar erschienen die meisten von regelmässiger oppositipoler Beschaffenheit, doch traf ich manchmal auch namentlich in den seitlichen Theilen der Ganglien etwas unsymmetrisch gestaltete Exemplare an, wo der Zellkörper aus der Richtung der Fortsätze etwas seitlich abwich. Multipolare Formen, wie sie Ayers angiebt, konnte ich weder in den Ganglien der N. vestibularis, noch in denen des N. cochlearis jemals wahrnehmen. — Bekanntlich stellt die bipolare Form der Zellen in den Ganglien des Acusticus nicht wie in den anderen Cerebrospinalganglien eine Übergangserscheinung dar, sondern entspricht dem endgültigen Verhalten, indem jener eigentümliche Abschnürungsvorgang, der dort die ursprünglich auch stets bipolaren Zellen durch stielartige Verdünnung und Verlängerung ihres an die beiden Fortsätze grenzenden Zellkörperabschnittes zu pseudo-unipolaren gestaltet, hier aus Gründen, die sich einstweilen unserer Beurteilung entziehen, unterbleibt. Man darf also mit Retzius sagen, dass hier eine „niedere Form", d. h. eine Form, die in den anderen Cerebrospinalganglien nur als Entwickelungsstufe von den Zellen durchlaufen wird, dauernd festgehalten erscheint. — Hier möchte ich noch eine Beobachtung einschalten, die mir in vielen Fällen sehr aufdringlich entgegen-

trat, und die ich bei Retzius und Van Gehuchten wohl mehrfach bildlich wiedergegeben, aber ebensowenig wie bei den anderen eingangs angeführten Autoren, mit Ausnahme von R. y Cajal, hervorgehoben finde. Es ist das die Wahrnehmung, dass die zwei einander gegenüberliegenden Fortsätze in der Mehrzahl der Fälle sowohl an Kaliber wie auch in ihrer Abgangsweise etwas verschiedene Verhältnisse erkennen lassen. Der eine erscheint nämlich sehr häufig dünner als der andere und entspringt dabei scharf abgesetzt von der Konvexität der Zelle, während der andere, der breitere, daraus mehr mit kegelförmigem Anschluss hervorgeht. Dabei lässt der letztere in seinem Anfangsstück, bis zu einer gewissen Entfernung von der Zelle, bis zur Stelle offenbar, wo die Markscheide auftritt, etwas unregelmässige, zackige Ränder erkennen, während der zartere Ausläufer von Anfang an glatt erscheint. Es sind das Differenzen, die uns schon von den anderen cerebrospinalen Ganglien her bekannt sind. Auch dort erscheint, wie ich dies zuerst an den Spinalganglien des Frosches [1]) nachweisen konnte, der eine Ausläufer sehr oft schwächer als der andere, und wenn wir zurückgehen auf das embryonale Stadium, wo die Zellen noch die ursprüngliche bipolare Beschaffenheit darbieten, so finden wir auch die geschilderten Unterschiede in der Einpflanzungsweise der Fortsätze in den Zellkörper ausgeprägt. Aber merkwürdigerweise haben in den Acusticusganglien die beiden Ausläufer die Rollen getauscht. Denn während in den Spinalganglien der dünne und unvorbereitet entspringende stets dem zentralen entspricht, der dickere dem peripherischen, liegt hier die Sache gerade umgekehrt: hier ist der peripherische, d. h. nach dem Endorgan gerichtete Ausläufer der zartere, der zentrale, d. h. nach dem Gehirn hin-

---

[1]) M. v. Lenhossék, Untersuchungen über die Spinalganglien des Frosches. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 26, 1886, S. 434.

strebende der kräftigere. Nun möchte ich diesem Unterschiede keine irgendwelche fundamentale Bedeutung zuschreiben. Das stärkere Kaliber der einen Faser scheint mir vielmehr einfach mit der grösseren Länge der Strecke, die sie zurückzulegen hat, zusammenzuhängen, der längere Achsencylinder muss immer der kräftigere sein, sei er nun der zentrale oder der peripherische, und auch die Eigentümlichkeit in der Ursprungsweise glaube ich aus der grösseren Energie der produktiven Thätigkeit, die die Zelle nach der Seite des längeren Fortsatzes hin entfaltet, erklären zu können. Die Zelle hat sich auf jener Seite mehr anzustrengen, tritt also gleichsam stärker aus sich selbst heraus, diese stärkere Bethätigung lässt dann ihre Spuren in Form eines innigeren Anschlusses der Faser an den Zellkörper zurück. Das ist freilich eine etwas bildliche Ausdrucksweise, indess kann ich meine Auffassung dieser Dinge auf keine andere Art besser kennzeichnen. — Ich habe vorhin R. y Cajal als den einzigen Forscher namhaft gemacht, bei dem sich etwas ähnliches aufgezeichnet findet. Das Ganze, was Cajal hierüber sagt, ist Folgendes (a. o. O. S. 56): „La expansión exterior de las bipolares acústicas es más espesa que la interior y puede regularse como una prolongación protoplásmica, mientras que la interiór o profunda, mucho más fina, puede considerarse como un verdadero cilindro-eje." Aus diesen Zeilen wird der Leser wohl mit einiger Überraschung entnehmen, dass Cajal die Verhältnisse gerade umgekehrt darstellt, als ich sie beschrieben habe, indem er gerade den peripherischen als den dickeren, den zentralen als den dünneren Fortsatz kennzeichnet. Auch in der Figur sind die Verhältnisse so wiedergegeben. Natürlich war ich selbst im höchsten Grade erstaunt, als ich die betreffende Stelle las und durchprüfte sofort auf den fraglichen Punkt hin nochmals so genau wie möglich alle meine Präparate. Nach der sorgfältigen Untersuchung dieser kann ich nun nicht anders, als an meiner oben gegebenen Darstellung festhalten und muss

annehmen, dass hier von Seiten Cajal's eine Verwechselung vorliegt, was bei der ausserordentlichen Genauigkeit und Schärfe der Beobachtung, die den spanischen Forscher auszeichnet, gewiss ein seltener Fall ist. Ich möchte noch als Beleg für die Richtigkeit der von mir vertretenen Darstellung anführen, dass die Verschiedenheit der Ausläufer in dem Sinne, wie ich sie angegeben habe, auch an mehreren der Retzius'schen und Van Gehuchten'schen Figuren mehr oder weniger deutlich zur Ansicht kommt, so z. B. an der Figur 3 der Tafel XI des Retzius'schen Werkes (Biol. Unters. Neue Folge III) und den Figuren 8 B, 9 und 11 der Van Gehuchten'schen Arbeit (Contribution à l' étude des Ganglions cérébro-spinaux, etc.).

In den Maculae und Cristae selbst tritt eine Färbung der Zellen, wenigstens in gelungener Weise, nicht sehr leicht ein, noch verhältnismässig häufiger ist dies der Fall an den Stützzellen, die dann eine intensiv schwarze Färbung erkennnen lassen, während die Haarzellen, wenn sie der Imprägnation auch unterliegen, öfters nur einen hellbraunen Ton annehmen, was insofern günstig ist, als man dann ab und zu, wie das auch Retzius erwähnt, an ihrer Oberfläche die tiefschwarzen Nervenfäserchen noch emporklimmen sieht. Die Anschauungen, die die imprägnierten Zellen gewähren, bestätigen die früheren Beschreibungen. Die Stützzellen erscheinen in ihrer charakteristischen Gestalt, in der oberen Hälfte des Epithels, zwischen den Haarzellen fadenförmig verdünnt, unten aber flaschenförmig verbreitert und an der unteren Epithelgrenze scharf abgeschnitten endigend. Die Haarzellen präsentieren sich als zylindrische, nach oben hin etwas verjüngte Elemente, die unten abgerundet und verdickt endigen; der untere Teil beherbergt den rundlichen Kern. Sie besitzen bekanntlich die Eigenart, dass sie nicht bis zur unteren Grenze des Epithels herunterreichen, sondern schon etwas höher, aber alle streng in demselben Niveau endigen. Ein wenig abweichend von Retzius und Kaiser, die sie schon in der halben

Höhe ihr Ende finden lassen, sehe ich bei der Maus, dass sie stets fast das untere Drittel des Epithels erreichen, also mit ihrem unteren Ende etwas unter die von jenen Forschern angegebene Linie herunterkommen. Da sich aber meine Erfahrungen ausschliesslich auf die Maus und noch dazu auf junge, nicht vollkommen entwickelte Exemplare beziehen, so möchte ich auf diesen Unterschied keinen besonderen Nachdruck legen, da es doch möglich ist, dass die Verhältnisse bei anderen Spezies etwas anders liegen oder sich nach vollendetem Wachstum bei der Maus noch etwas ändern. Diese Eigenart der Haarzellen verleiht nun nicht nur dem Epithel ein besonderes Gepräge, sondern bestimmt auch als wesentlichster Faktor den Typus der Endverästelungen der Acusticusfasern, denn auf einen möglichst innigen Kontakt mit den Haarzellen hin ist ihre ganze Anordnung, ihr Verhalten im Epithel berechnet, und es gewährt geradezu einen intimen Reiz, zu verfolgen, wie hier die Bauverhältnisse bis in alle Einzelheiten hinein mit unseren physiologischen Voraussetzungen übereinstimmen.

Für die genauere Darstellung der Nervenendigungen bitte ich den Leser, die dieser Arbeit beigegebenen Figuren, die der Macula acustica sacculi der Maus entnommen sind, in Augenschein zu nehmen. Fig. 2 stellt einen grösseren Abschnitt derselben, mit zahlreichen imprägnierten Fasern dar, die beiden anderen geben Stellen wieder, wo sich einzelne Fasern isoliert, aber bis in ihre letzten Verzweigungen hinein geschwärzt hatten.

Wir sehen zunächst an Fig. 2 ein kräftiges Nervenbündel, das teils aus parallelen, teils auch aus etwas verflochtenen Fasergruppen besteht, sich der Macula von unten her nähern, um sich über deren ganze Ausdehnung gleichmässig fächerartig auszubreiten. Von einer Markscheide sieht man natürlich an den Golgi'schen Präparaten nichts, aber andere Färbungen ergeben, dass sie mit einer solchen bis zur Stelle, wo sie ins Epithel eindringen, ausgestattet sind; an der Epithelgrenze ver-

lieren sie sie. Die nunmehr nakten Fasern durchbrechen nun die sog. Basalmembran, d. h. die oberste verdichtete Schichte der bindegewebigen Wand und gelangen so zwischen die Epithelzellen. Aber schon zuvor, oder auch häufiger an der Grenze zwischen Bindegewebe und Epithel bemerkt man an vielen eine gabelförmige Teilung, wobei die beiden Äste spitzwinkelig oder mehr bogenförmig auseinanderweichen, um erst in einiger Entfernung von einander im Epithel aufzusteigen. Die Teilungsäste sind selten von ganz gleicher Dicke, oft ist der Unterschied in dieser Beziehung sehr scharf ausgesprochen. Die Teilungsstelle weist die charakteristische dreieckige Verdickung auf. Es ist schwer zu bestimmen, ob mehr Fasern geteilt oder mehr ungeteilt das Epithel betreten; immerhin scheinen mir die ungeteilten die anderen an Zahl zu übertreffen.

Es sei also hier auf einen Differenzpunkt zwischen meinen Befunden und denen Niemack's hingewiesen. Niemack beschreibt an der Epithelgrenze beim Frosche sowie auch bei Säugern ein weitmaschiges Geflecht. Die Bilder, die ich bei der Maus erhielt, lassen hiervon nichts erkennen.

Die in das Epithel eintretenden Fasern sind von sehr verschiedener Dicke; wir finden darunter alle Breitendurchmesser vertreten, von ziemlich derben, fast blutgefässähnlich aussehenden Fasern bis zu beinahe unmessbar feinen Fädchen. Im Epithel selbst sehen wir nun, dass sie zunächst einfach ungeteilt ihren früheren Verlauf fortsetzen, als ob sie sich gar schon innerhalb des Epithels befänden, d. h. dass sie senkrecht oder auch ein Bischen schief zwischen den Stützzellen zu der Region der Haarzellen emporsteigen. Erst nachdem sie an deren Basis angelangt sind, an die sie sich mit einer oft dreieckigen derben Verdickung anlegen, erfolgt ihre weitere Verästelung. Die Zahl der Äste, in die sie zerfallen, ist nicht gross, man überzeugt sich an Stellen, wo die imprägnierte Macula von der Fläche her zur Ansicht gelangt, dass sie 3—4 nicht

übersteigt. Die Äste gehen von der Teilungsstelle wie die Radien eines Kreises vom Mittelpunkte aus und zwar breiten sie sich rechtwinkelig zu dem Verlauf ihrer Stammfaser streng horizontal, d. h. mit der Oberfläche des Epithels parallel in allen Richtungen nach der Seite hin aus, stets im Niveau des unteren Endes der Haarzellen verbleibend. Ihre streng flächenhafte, sich auf eine Ebene beschränkende Ausbreitung ist durch den schon erwähnten Umstand bedingt, dass die unteren Enden der Haarzellen alle genau in ein und derselben Höhe liegen, denn die Fasern gehen von Zelle zu Zelle. In einiger Entfernung von ihrem Ausgangspunkte, oft verhältnismässig weit davon, nachdem sie an 3—6 oder mehr Haarzellen vorbeigelaufen sind, endigen sie in der Regel in der Weise, dass sie sich an der letzten Zelle, die sie noch erreichen, seitlich aufbiegen, um bald im Kontakt mit ihrer Seitenfläche in einer freien Spitze zu endigen.

Das ist nun das Wesentlichste an der ganzen Anordnung, das Skelet des intraepithelialen Endbäumchens der Acusticusfaser; die festen Züge dieses einfachen Planes, das Bild der Nervenfaser, die an der unteren Grenze der Haarzellen angelangt, sich in 3—4 Äste aufsplittert und diese in der Ebene des Epithels an einer grösseren Zahl von Zellen hinziehen und schliesslich frei auslaufen lässt, dieses Bild müssen wir festhalten, wenn wir uns durch die weiter mitzuteilenden Einzelheiten hindurch eine richtige Vorstellung vom Plan der fraglichen Einrichtung bewahren wollen.

Eine kleine Komplikation dieses einfachen Verhältnisses wird schon dadurch eingeleitet, dass sich die eine oder die andere der horizontal hinziehenden Fasern während ihres Verlaufes teilt, wobei die Teilungsäste in der ursprünglichen Richtung weiterziehen.

Dann sind noch weitere Einzelheiten hinzuzufügen. Zunächst der Umstand, dass die horizontalen Fasern selten ganz

gestreckt verlaufen, sondern in der Regel zackig erscheinen. Die Zacken sind vorwiegend nach der Oberfläche hin gerichtet und liegen hauptsächlich an den Stellen, wo die gleich zu erwähnenden aufsteigenden Ästchen von den Fasern entspringen, die die Zacken auch offenbar durch ihren Ursprung veranlassen; dadurch gewinnt die Faser manchmal eine arkadenförmige Anordnung. — Dann fehlt es auch nicht an Varikositäten, wobei es sich weniger um rundliche, knötchenartige Anschwellungen handelt, wie sie an den Achsenzylindern und Dendriten bei der Golgi'schen Methode vorkommen, sondern um mehr spindelförmige, unregelmässige, oder, sofern sie an der Abgangsstelle der aufsteigenden Äste liegen, dreickige Anschwellungen. An den Stellen, wo die horizontalen Fasern mit den Haarzellen in Berührung treten, schliessen sich die Varicositäten in ihrer Form häufig an die des abgerundeten unteren Endes derselben an, d. h. sie zeigen nach oben hin eine konkave Form, wodurch natürlich die Anlagerung der Fasern an die Zellen noch inniger wird. Doch ist hier gleich davor zu warnen, in diesen von der Form der Haarzellen etwas beeinflussten Varicositäten etwa napfartige oder schalenförmige Bildungen für die Zellen oder dergl. zu erblicken. Eine solche Ausdrucksweise würde irrige Vorstellungen von den Verhältnissen erwecken, die ja ganz einfach liegen. Die Fasern laufen einfach unter den Zellen eng angedrückt an sie, dahin, daher sie denn auch in der Anordnung ihrer Varicositäten eine Spur dieses Kontaktes tragen müssen. Eine kelchartige Ausbreitung des ungeteilten Achsenzylinders um die Haarzellen herum, wie sie Kaiser behauptet, muss ich nach meinen Präparaten durchaus in Abrede stellen.

Ab und zu kommt es, wie auch Retzius bemerkt, vor, dass die intraepitheliale Stammfaser schon kurz bevor sie die Haarzellengrenze erreicht hätte, sich in zwei Äste spaltet, die sich dann sofort, trichterförmig auseinanderweichend, zu den Haarzellen begeben, um je für sich eine besondere horizontale Verästelung zu bilden.

Hiermit ist aber die Beschreibung des Endbäumchen der Hörnervenfasern noch nicht erschöpft. Eine physiologisch wichtige Einrichtung bleibt noch zu erwähnen. Sie besteht darin, dass die geschilderten horizontalen Fasern während ihres Verlaufs unter den Haarzellen von Stelle zu Stelle verticale, vorwiegend aufsteigende Äste aus sich hervorgehen lassen. Diese entspringen an den erwähnten zackig emporgezogenen Stellen der Horizontalfasern, gewöhnlich mit einer kleinen Verdickung, und steigen an den Haarzellen senkrecht nach der Oberfläche hin empor. Sie sind an deren Seitenflächen eng angelöthet, und beschreiben manchmal wegen dieser Anlötung unten, wo das abgerundete untere Zellenende in die senkrechten Seitenwände übergeht, entsprechende kleine Bogen. Die Ästchen sind in der Regel ziemlich gestreckt, von streng senkrechtem Verlauf, manchmal glatt, häufiger aber mit kleinen Varicositäten versehen, in der Regel ungeteilt, nur ab und zu bemerkt man an ihnen unweit von ihrem Ende Teilungen oder kurze variköse Nebenzweigchen. Stets endigen sie frei, zugespitzt oder zu einem kleinen Knötchen verdickt, in Berührung mit der Oberfläche der Zelle. Die Höhe, bis zu der sie sich emporziehen, wechselt; manche hören bald auf, andere steigen bis in die Nähe der Oberfläche empor; die Mehrzahl findet wohl schon unterhalb der Mitte der Zellenhöhe ihr Ende. In keinem einzigen Falle sah ich sie an den Cristae und Maculae acusticae bis direkt zur Oberfläche hinaufreichen, ein Umstand, der insofern physiologisches Interesse beanspruchen darf, als daraus der Schluss gezogen werden kann, dass die Erschütterungen der Endolymphe nie direkt auf die Faserspitzen einwirken. Meine Beobachtungen stimmen in dieser Hinsicht mit denen von Retzius überein (s. namentlich dessen Figuren auf Taf. XI a. a. O.), stehen aber in Widerspruch mit denen Niemack's (a. a. O. S. 220), der beim Frosche mit der Methylenblaumethode einzelne Fasern hart an der Oberfläche mit einer Anschwellung endigen sah. Nun möchte ich von

vornherein Bedenken aussprechen, ob sich diese minutiöse Frage mit der Methylenblaumethode, die ja die Anfertigung tadelloser Schnitte nicht erlaubt, sicher entscheiden lässst.

Was nun die Zahl dieser aufsteigenden Ästchen betrifft, so erscheinen sie selbst an Stellen, wo die intraepithelialen Fasern reichlich geschwärzt sind, nicht gerade zahlreich. Fig 2 gibt von ihrer Zahl eine Vorstellung. Es scheint durchaus nicht jede Zelle mit solchen seitlich an ihr emporklimmenden Ästen ausgestattet zu sein; nie habe ich mehr als 2—3 Fasern an je einer Zelle wahrgenommen. Nun wäre es ja immerhin möglich, dass ihre Zahl in der Folge, mit dem weiter fortschreitenden Wachstum noch zunimmt, doch bezweifle ich von vornherein, dass es jemals zu einer förmlichen Umstrickung, zu einer dichten korbartigen Umflechtung der Haarzellen durch derartige Fibrillen kommt.

Bei weitem spärlicher als die geschilderten, treten uns an den horizontalen Fasern noch absteigende Äste entgegen. Hat sich das ganze intraepitheliale Fasersystem ausgiebig imprägniert, so wird man nicht leicht entscheiden können, ob die aus dem horizontalen Geflecht herabziehenden und unten anscheinend frei endigenden Äste wirklich solchen und nicht etwa den intraepithelialen Stücken der mangelhaft geschwärzten in das Epithel eintretenden Stammfasern entsprechen. Den ganz bestimmten Beweis ihrer Existenz erhält man aus Sellen, wo sich nur einzelne Acusticusfasern mit ihrer interepithelialen Verästelung isoliert geschwärzt hatten. Die absteigenden Äste sind nun, wie gesagt, sehr spärlich; sie ziehen senkrecht zwischen den Stützzellen herunter und hören oft schon vor der unteren Epithelgrenze plötzlich auf; in anderen Fällen erreichen sie letztere und endigen dann in der Weise, dass sie sich der Basis einer Stützzelle hakenförmig umgebogen, oder mit einem Knöpfchen versehen, anlegen. Die physiologische Deutung dieser Ästchen ist nicht leicht; die einzige Möglichkeit, ihr Vorhandensein zu erklären, wäre vielleicht die Annahme, dass auch die sog. Stützzellen

einen geringen Bruchteil des Reizes als Erregung in sich aufzunehmen und von ihrem freien Ende nach ihrer Basis hin fortzupflanzen befähigt sind, wobei dann die Übertragung dieser Erregung auf die Nervenenden durch Vermittelung der fraglichen absteigenden Zweigchen erfolgen würde.

Die geschilderte Verästelungsweise des Hörnerven tritt mit grösster Klarheit an Stellen zu Tage, wo sich die bekannte, bisher noch unerklärt dastehende eklektive Eigenart der Golgi'schen Methode, die sie bekanntlich mit der Methylenblaufärbung teilt, geltend gemacht, d. h. wo sich von den vielen Fasern, die in das Epithel eindringen, zufällig nur einige, dann aber mitsamt ihrer Endverästelung, isoliert, wie alleinstehende Bäume imprägniert hatten. Solche Stellen sind in den beiden Figuren 3 und 4 wiedergegeben. Sie gewähren ausserordentlich klare Anschauungen; auf der hell-gelben Unterlage des ganz durchsichtig gewordenen Epithels tritt das Endbäumchen der Acusticusfaser in seiner Gesamtheit mit der grössten Schärfe in die Erscheinung, und man kann den einzelnen Teilungsästen leicht bis in ihre feinsten Endpunkte folgen und sich bestimmt überzeugen, dass alle Zweige mit feinen Enden aufhören, ohne sich miteinander oder mit den Endzweigen benachbarter Fasern anastomotisch zu verbinden. Sobald sich nur zwei oder mehr Fasern mit den dazugehörigen Verzweigungen unmittelbar nebeneinander schwärzten, werden die Verhältnisse in dieser Hinsicht unklar, man kann den einzelnen Zweigen nich mehr so genau in ihren Verflechtungen nachgehen, die Äste scheinen stellenweise miteinander zu verschmelzen und der unerfahrene Beobachter könnte leicht zur Annahme einer wirklichen netzartigen Verbindung verleitet werden, die nicht besteht. Aber noch eine zweite Bedingung ist meiner Erfahrung nach erforderlich, um von dem Verästelungstypus, namentlich von der so streng flächenhaften Ausbreitung der ersten Teilungsäste, eine richtige Vorstellung zu gewinnen: nur solche Stellen dürfen beim Studi-

um berücksichtigt werden, wo das Epithel genau senkrecht getroffen ist. Sobald das Messer das Epithel etwas schief durchsetzt hat, erhält man keine exakte Seitenansicht mehr, sondern mehr eine schiefe Flächenanschauung von der Faserverästelung und damit ein nicht ganz zutreffendes Bild von dem Typus desselben; statt in der geschilderten so sehr regelmässigen Form, präsentiert sie sich nämlich jetzt als unregelmässiges, büschelartiges Endbäumchen. Die geringste Verschiebung der Schnittrichtung verhindert einen richtigen Einblick in die Verhältnisse.

Vollends ein Ding der Unmöglichkeit ist die isolierte Verfolgung der Endfasern an Stellen der Maculae oder Cristae, wo sich die Golgi'sche Reaktion an den Nervenfasern in üppiger Weise eingestellt hat. Wenn indess solche Bilder speziell für diese Zwecke nicht taugen, so gewähren sie in einer anderen Richtung lehrreiche Anschauungen: sie zeigen uns, wie sich der Nervenapparat des Sinnesepithels topographisch, in seiner Gesamtheit verhält. Wir erkennen daran, dass sich alle die horizontalen Äste, in die sich die intraepithelialen Fasern aufsplittern, im Niveau des unteren Endes der Haarzellen zu einem schmalen aber dichten gitterartigen Geflecht verfilzen, worin natürlich rundliche Löcher für die hindurchgesteckten Stützzellen ausgespart sein müssen, während die Haarzellen auf diesem Sieb direkt wie auf einer Unterlage dicht gedrängt in Reih und Glied nebeneinanderstehen. Ist der Schnitt etwas dicker ausgefallen oder absichtlich so gemacht, so erscheint dieses intraepitheliale horizontale Geflecht als ein schmaler, intensiv schwarzer Streifen, der das Epithel etwas über der Grenze seines unteren Drittels als eine zusammenhängende, überall gleichbreite Schichte, den Netzhautschichten vergleichbar, durchsetzt. An der unteren Fläche empfängt der Streifen massenhaft die in das Epithel eintretenden Fasern, auf der oberen Seite gibt er, schon in bedeutend geringerer Zahl, die gegen die Ober-

fläche aufsteigenden Ästchen ab. Von einer inneren Struktur nimmt man daran zunächst nichts wahr; der mit den Verhältnissen nicht schon von anderen Bildern her vertraute Beobachter könnte auf den ersten Blick versucht sein, das ganze für eine ungeformte Niederschlagsmasse zu halten. Ert wenn man die Schnitte absichtlich etwas dünner anlegt oder wenn sich nur ein Teil der an dem Plexus betheiligten Elemente gefärbt hatte, präsentiert sich der schmale Streifen als das, was er ist, nämlich als ein Gewirr von zahlreichen feinen varikösen horizontalen Fäserchen.

Ist man auf die Anwesenheit dieses dichten Gitterfilzes schon von den so prägnanten Golgischen Bildern her vorbereitet, so fällt es einem nicht schwer, seine Spuren auch an Präparaten des Maculaepithels, die mit anderen Färbungsmethoden behandelt oder ungefärbt sind, nachzuweisen. So markiert sich das Geflecht sehr deutlich an solchen Stellen Golgischer Präparaten, wo die Imprägnation in der Macula unterblieben ist, also nur die Einwirkung der Osmio-bichromlösung in Betracht kommt, und zwar stellt sie sich in Form einer aus stark lichtbrechenden Körnchen bestehende Lage, einer förmlichen „Punktsubstanz" dar, in die die Haarzellen mit ihren basalen Teilen eingeschlossen sind. Die Körnchen — es sind das dieselben Bildungen, die in Niemack's und Kaiser's Darstellung eine so grosse Rolle spielen — entsprechen nun ohne Frage teils den optischen Querschnitten, teils und zwar hauptsächlich den Varicositäten der unter den Haarzellen hinziehenden horizontalen Fasern. Der Vergleich der Golgischen Präparate mit den Osmiumbildern zeigt uns deutlich den enormen Fortschritt, den die mit der ersteren erzielbaren Anschauungen gegenüber dem, was früher erreicht werden konnte, darstellen.

Das beschriebene intraepitheliale Geflecht repräsentiert, wie man aus Fig. 2 ohne weiteres erkennt, eine so scharf begrenzte wohlcharakterisierte und in ihrem Typus so gesetzmässige

Bildung, dass es vielleicht gestattet ist, es in seiner Gesamtheit als eine besondere Schichte des Epithels einzuführen. In der That fordern solche Bilder, wie sie namentlich in Figur 1 vergegenwärtigt sind, zu einer derartigen Einteilung geradezu heraus. Eine neue Einsicht ist freilich mit der Aufstellung derartiger Schichten nicht verbunden, sie trägt aber gewiss zur Anschaulichkeit der Darstellung in willkommener Weise bei. Man hätte demgemäss im Epithel des Maculae und Cristae drei Schichten zu unterscheiden: 1. eine Haarzellenzone, worin wieder zwei Schichten auseinanderzuhalten wären, eine die vom Hauptteil des Körpers der Haarzellen, und eine untere, die von ihren in gleicher Höhe in Reih und Glied stehenden rundlichen Kernen gebildet wird, 2. ein dem beschriebenen Nervenfilze entsprechendes Stratum plexiforme und 3. eine Stützzellenzone, die die unteren verbreiterten Abschnitte der Stützzellen umfasst und ihren Hauptcharakter von den gleichfalls in regelmässiger Anordnung nebeneinander aufgereihten elliptischen, mit der Längsachse senkrecht stehenden Kernen derselben erhält. Die Schichte 1 begreift natürlich auch die oberen, fadenartig verdünnten Teile der Stützzellen in sich.

Zum Schlusse, nachdem ich wohl alle Einzelheiten, die ich aus meinen Präparaten herauszulesen imstande war, angeführt habe, möchte ich mir erlauben, an die dargelegten Befunde einige physiologische Betrachtungen anzuknüpfen. Ich glaube, dass wir nun in der histologischen Analyse soweit gekommen sind, dass wir dies versuchen dürfen, ohne befürchten zu müssen, noch etwas unreife Früchte vom Baue der physiologischen Erkentnis zu pflücken. So scheint mir zunächst aus der dargelegten Einrichtung, namentlich aus dem Umstande, dass die aufsteigenden Endfäserchen des n. acusticus nicht bis zur Oberfläche des Epithels hinausragen, mit ziemlicher Sicherheit der Schluss hervorzugehen, dass die Endspitzen der Hör-

nervenfasern nicht geeignet sind, die Bewegungen der Endolymphe direkt als Erregung in sich aufzunehmen, sondern dass sie sie erst aus zweiter Hand, durch Vermittelung der Haarzellen empfangen können. Auf diese wirken wohl zunächst jene Reize ein, u. zw. offenbar in der Weise, dass sie deren innere freie Fläche und wohl noch ausgiebiger ihre in die Endolymphe eintauchenden Härchen in Vibrationen versetzen. Letztere wurzeln im Protoplasma der Haarzellen und teilen somit jene Stossbewegungen durch ihre Erschütterungen dem Körper der Haarzellen energisch mit. In diesen Zellen wird nun offenbar der Reiz in jene Form umgesetzt, die nunmehr geeignet ist, in den sich an die Haarzellen innig anschmiegenden Nervenfasern jenen rätselhaften molekularen oder chemischen Vorgang anzufachen, den wir Erregung nennen. Es muss also der ursprüngliche Reiz zuvörderst durch die Haarzellen in einer bestimmten Weise verarbeitet, den Fasern zugänglich gemacht, für sie gleichsam verdaut werden. Dadurch erscheinen uns die Haarzellen schon als kleine nervöse Apparate, als kleine fortsatzlose Nervenzellen in physiologischem Sinne, d. h. als Elemente, die vermöge einer bestimmten Anordnung, einer bestimmten Gleichgewichtslage ihrer Protoplasmateilchen zur Mitschwingung auf gewisse spezifische Reize hin befähigt sind. Diese uns vorderhand vollkommen unbekannte Anordnungsweise der Moloküle prägt sich ja schon histologisch in gewissen Merkmalen des Protoplasmas aus, so namentlich in der eigentümlichen Lichtbrechung und Färbung, in den scharfen Grenzen der betreffenden Zellen. Hier steht der feinsten Zellenforschung noch ein anregendes und dankbares Feld offen. Aus dem Umstande, dass die Hauptstelle des Kontaktes mit der Faser an der Basis der Zelle liegt, darf man schliessen, dass der Erregungsvorgang in der Haarzelle von der freien Fläche her gegen deren untersten Abschnitt fortgepflanzt wird, doch stellt die Basalfläche nicht die einzige Entladungsstelle dar, auch

die Seitenflächen sind zur Abgabe der Erregung an die Fasern befähigt, wie dies ja aus der Gegenwart der aufsteigenden Ästchen daran ohne weiteres hervorgeht. — Es mag hier nochmals besonders hervorgehoben werden, dass das Übergreifen der Erregung von der Zelle auf die Faserspitzen nicht durch direkte Verschmelzung letzterer mit dem Zellprotoplasma, sondern bloss durch eine innige, durch keine Zwischensubstanz gehinderte Berührung getragen wird. Wenn sich bei der Methylenblaubehandlung die Haarzellen nach Niemack's Zeugnis mit einem blauen Mantel umhüllen, so möchte ich dies keineswegs als den Ausdruck einer besonderen Zwischensubstanz um die Zelle herum auffassen, sondern — mit dem Vorbehalt der Möglichkeit, dass vielleicht bloss eine durch die unvollkommene Einwirkungsweise der Methylenblaulösung bedingte Erscheinung vorliege — in jener Erscheinung höchstens einen Anhaltspunkt dafür erblicken, dass die peripherischen Teile der Zellen chemisch oder physikalisch eine etwas andere Beschaffenheit besitzen, als deren centrale Partien.

Physiologisch verwertbar scheint mir zweitens die Thatsache, dass jede Acusticusfaser vermöge der intraepithelialen Teilungen zu einer grösseren Anzahl von Haarzellen in Beziehung tritt, dass stets ein ganzer Haarzellenkomplex je einer einzigen Nervenfaser subordiniert ist. So fliessen aus mehreren Sinneszellen die Erregungsströme in einen gemeinsamen Achsencylinder und eine einzige bipolare Ganglienzelle zusammen und werden wieder von dieser aus durch eine einzige Faser dem Centralorgan zugeführt. Hier angelangt spaltet sich freilich jene einheitliche Bahn in zahlreiche Zweigkanäle, zunächst schon durch die von v. Kölliker[1]) nachgewiesenen Bifur-

[1]) A. v. Kölliker, Der feinere Bau des verlängerten Markes. Vorläufige Mitteilung. Anat. Anz., Jahrg. VI, 1891, S. 427. — S. auch: Verhandl. der Anat. Gesellsch. auf der V. Versamml. in München, 1891, S. 266.

kationen und Kollateralen, in grösserem Massstabe aber noch auf dem Wege der fein aufgesplitterten Endbäumchen, in die die Acusticusfasern zwischen den Zellen der sogenannten Acusticuskerne zerfallen.

Ist aber, könnte man fragen, bei der dichten Verflechtung, die die Terminalfasern im Stratum plexiforme des Epithels miteinander eingehen, eine isolierte, abgeschlossene Leitung der von einer bestimmten Anzahl von Haarzellen empfangenen Reize überhaupt denkbar, muss nicht vielmehr durch dieses Geflecht, durch das innige Ineinandergreifen der Fäserchen darin, jede Selbständigkeit der Leitung aufgehoben werden und der Reiz, mag er auch nur auf eine einzige Haarzelle eingewirkt haben, sich innerhalb dieses Fasergewirrs stets über den ganzen Umfang der Nervenendstelle ausbreiten und so durch die Gesamtheit des zutretenden Nervenbündels centralwärts befördert werden? Unsere Stellung zu dieser Frage wird verschieden ausfallen, je nach der Auffassung, zu der wir uns in Betreff der Funktionsweise der Haarzellen bekennen. Der Reiz, der bei den Maculae und Cristae acustae im Spiel ist, besteht offenbar in bestimmten wellenförmigen Schwingungen der Endolymphe. Diese Schwingungen können sich natürlich den physikalischen Gesetzen gemäss unmöglich nur auf einen Bruchteil der Flüssigkeitsmenge beschränken, sondern werden sich stets über deren ganze Masse gleichmässig fortpflanzen. So darf man von vornherein sagen, dass jeder Reiz gleichzeitig alle Haarzellen einer Nervenendstelle treffen wird. Nun fragt sich aber, ob auch alle Haarzellen gleichmässig auf alle Schwingungsformen reagiren werden. Huldigt man der Ansicht, dass sie sich in dieser Beziehung alle wie eine physiologische Einheit verhalten, so wird die oben angeregte Frage geradezu gegenstandlos, indem ja eine isolierte Leitung von seiten der einzelnen Fasern ohnehin überflüssig erscheint. Bedeutung gewinnt die Frage erst, wenn wir uns auf den Boden der anderen, meiner Ansicht nach viel wahrscheinlicheren Hypothese stellen

# Erklärung der Abbildungen auf Tafel XII/XIII.

Fig. 1. Zwei bipolare Zellen aus dem Ganglion spirale cochleae der jungen Maus.

Fig. 2. Uebersichtsbild der Nervenendigungen in der Mala acust. sacculi.

Fig. 3 und 4. Isolirt imprägnirte intraepitheliale Endbäumchen aus der Mac. acust. sacculi.

Sämmtliche Figuren sind nach Golgi'schen Präparaten bei mittelstarken Vergrösserungen angefertigt.

V.

# DIE DICKE

DER

# QUERGESTREIFTEN MUSKELFASERN

UND

# IHRE BEDEUTUNG

VON

CAND. MED. **JOSEF HALBAN.**

Aus dem anatom. Institute des Herrn Professor Dr. Emil Zuckerkandl
in Wien.

*Mit 12 Figuren auf Tafel XIV.*

Es ist schon lange bekannt, dass die Dicke der Muskelfasern nicht überall dem gleichen Typus entspricht, sondern dass die Fasern relativ sehr bedeutende Unterschiede ihrer Querschnittsdurchmesser zeigen. Bei der systematischen Darstellung dieser Grössendifferenzen ergiebt sich ein dreifacher Standpunkt, nämlich 1. die Betrachtung der Dickendifferenzen der Fasern in einem und demselben Muskel, 2. der Unterschiede in zwei identischen Muskeln verschiedener Individuen und 3. in den einzelnen Muskeln desselben Individuums.

## I.

Was die erste Frage betrifft, so findet sich in der Litteratur wiederholt die Thatsache verzeichnet, dass es wirklich bedeutende Dickenunterschiede in Fasern eines und desselben Muskels giebt. Es ist dies in der Weise zu verstehen, dass neben einem gewissen, absolut nicht zu verkennenden Grössentypus von Dickendurchmessern auch hie und da Fasern in einem Muskel miteingestreut sich finden, die bedeutend dünner oder dicker sind, als eben die weit überwiegende Mehrzahl der Muskelfasern von gleichem Durchmesser. Erwähnt werden diese Verhältnisse von Bowman [1]), Kölliker [2]) u. A. Toldt [3]) macht darüber die

---

[1]) Bowman, Cycl. of Anat. and Phys. 1839—1847. Vol. III. pag. 507.

[2]) Kölliker, Gewebelehre des Menschen. 1850. II. pag. 201 und neuere Auflagen.

[3]) Toldt, Lehrbuch der Gewebe. 1888. pag. 88.

Angabe, dass Schwankungen um das Doppelte des Durchmessers zur Beobachtung kommen. Es ist ja ferner bekannt, dass manche Autoren, wie Grützner [1]), Knoll [2]) etc. zum Teile ihre Theorien auf diese Unterschiede in der Faserndicke stützen. Die grösste Aufmerksamkeit wurde aber neuerlich diesen Verhältnissen von Schwalbe und Mayeda [3]) in einer Arbeit, auf die ich noch öfter zurückkommen werde, geschenkt, indem sie von 63 menschlichen Muskeln die maximalen und minimalen Durchmesser der Fasern bestimmten. Von jedem Muskel wurden 100 ganz beliebige, verschiedene Fasern gemessen, und die gefundenen Masse zur Darstellung von Kurven verwendet, welche einen genauen Überblick über die Norm, die Maxima und Minima der Dicken innerhalb desselben Muskels ermöglichen. Schwalbe und Mayeda beobachteten nun, wie aus den Kurven ersichtlich ist, Schwankungen um das 4—5fache und auch ich sah an Querschnitten mancher Muskeln ähnliche Differenzen. So zeigten z. B. beim M. gluteus maximus eines Justifizierten die typischen Fasern eine Dicke von ca. 80 $\mu$, während sich daneben auch Fasern mit einem Durchmesser von 100 $\mu$, aber auch von nur 25 $\mu$ fanden. Es bedeutet dies also Schwankungen um das Vierfache. Noch auffallender sind diese in einem Exemplar des M. frontalis, wo neben Fasern mit dem typischen Durchmesser von 30 $\mu$ sich auch solche zeigen, wo derselbe 50 $\mu$ und andererseits nur 10 $\mu$ beträgt, also Unterschiede um das Fünffache (s. Abbild. Fig. 11). Diese Differenzen sind aber nicht regelmässig in gleicher Weise anzutreffen, im Gegenteil es ergaben sich da ganz willkürliche Anordnungen. Während sich in dem Muskel des einen Individuums derartige

---

[1]) Grützner, Breslauer ärztliche Zeitg. 1887. Nr. 1. — Recueil zoologique Suisse I. pag. 665.

[2]) Knoll, Denkschr. d. math. naturwiss. Klasse der k. Akad. d. Wissenschaften. 1891. pag. 633.

[3]) Schwalbe und Mayeda, Zeitschr. f. Biologie, Bd. XXVII, pag. 482.

bedeutende Schwankungen finden, werden sie in demselben Muskel eines anderen Individuums vergebens gesucht. Wir stehen also da ziemlich willkürlichen Verhältnissen gegenüber und ich glaube, dass die Schlüsse, die aus diesen Befunden gezogen werden, immerhin zu Täuschungen Anlass geben können. Nach meiner Überzeugung ist bei vergleichenden Studien die Betrachtung der typischen Fasern allein nicht nur viel einfacher und vollkommen genügend, sondern auch in gewisser Hinsicht verlässlicher.

Manche dieser atypischen Fasern, wie sie an Querschnitten getroffen werden, sind gewiss daraus zu erklären, dass die Muskelfaser kein reiner Cylinder ist, sondern einerseits Verdickungen, andererseits Verschmälerungen besitzt, welch letztere sich namentlich an den Enden finden, die ja, wie seit Fontana [1]) viele Forscher gezeigt haben, in der Regel spindelförmig gebildet sind. Es ist klar, dass das Querschnittsbild verschieden ausfallen muss je nach der Stelle, wo der Schnitt die Muskelfaser gerade trifft. Viele atypische Fasern zeigen aber der ganzen Länge nach ein kleineres oder grösseres Kaliber als das der typischen, also eine wahre Verdünnung oder Verdickung der ganzen Faser, und diese sind wahrscheinlich durch ein ungleiches Wachstum der einzelnen Fasern desselben Muskels zu erklären. Wodurch diese Ungleichmässigkeit im Wachstum aber bedingt ist, davon haben wir keine Kenntnis.

Jedenfalls verdient aber hervorgehoben zu werden, dass beim Embryo ganz ähnliche Dinge sich finden, worauf Felix [2]) aufmerksam macht und was ich durch meine Messungen bestätigen kann. Dafür sprechen folgende Beispiele:

---

[1]) Fontana, Abhandlung über das Viperngift u. s. w. Berlin 1787. 4. pag. 388.

[2]) Felix, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 48.

M. biceps eines 5—6 monatlichen Embryos:
typische Fasern 7,5 $\mu$, atypische 2,5 $\mu$ und 12,5 $\mu$
Diaphragma eines 6 monatlichen Embryos:
typische Fasern 7,5 $\mu$, atypische 2,5 $\mu$ und 15 $\mu$.

Es sind das also Schwankungen um das 5—6 fache, wobei namentlich die Weismann'schen Fasern, wie bekannt, durch bedeutende Dicke sich auszeichnen und dadurch Grössenverhältnisse wie 1 : 7 gefunden werden.

## II.

Auch über den zweiten Punkt, nämlich die Dickendifferenzen der Fasern in zwei identischen Muskeln verschiedener Individuen, sind aus der Litteratur manche Daten bekannt. Es wurden über diesen Gegenstand in zweifacher Richtung Untersuchungen angestellt; 1. an verschiedenen Species, 2. an derselben Species.

Über das Erstere berichtet in der deutschen Litteratur Riedel [1]). Er untersuchte die entsprechenden Muskeln verschiedener Säugetiere und fand, dass die absolute Dicke der Faser von der Grösse des Tieres selbst abhängt. Das Rind besitzt z. B. doppelt so dicke Fasern, als die Maus. Es kommt aber auch der Entwickelungszustand in Betracht, denn eine erwachsene Maus hat doppelt so dicke Fasern, als ein neugeborenes Kalb, dieses aber wieder doppelt so dicke, als eine neugeborene Maus. Die Fasern sind also von der Grösse des Thieres und von dem Entwickelungsstadium desselben abhängig. Ausführlicher studierte Bowman [2]) die Verhältnisse, indem er die Muskelfasern der verschiedenen Tierklassen auf ihre Dicke prüfte und mit einander verglich. Er stellt folgende Tabelle über diese Unterschiede auf:

---

[1]) Riedel, Untersuchungen aus dem anat. Institut zu Rostock 1874.
[2]) Bowman, Philosophical Transactions 1840. pag. 460.

Mensch $\frac{1}{615} - \frac{1}{192}$ engl. Zoll[1]) [40,6 μ — 130,2 μ]

Durchschnitt beim männl. Geschl. $\frac{1}{352}$ engl. Z. [71 μ]

„ „ weibl. „ $\frac{1}{454}$ engl. Z. [55 μ]

Säugetiere $\frac{1}{1100} - \frac{1}{192}$ engl. Zoll [22,7 μ — 130,2 μ]

Durchschnitt $\frac{1}{561}$ engl. Z. [44 μ]

Vögel $\frac{1}{1500} - \frac{1}{352}$ engl. Zoll [16,6 μ — 71,4 μ]

Durchschnitt $\frac{1}{807}$ engl. Z. [30,9 μ]

Reptilien $\frac{1}{1000} - \frac{1}{100}$ engl. Zoll [25 μ — 250 μ]

Durchschnitt $\frac{1}{484}$ engl. Z. [51,6 μ]

Fische $\frac{1}{755} - \frac{1}{65}$ engl. Zoll [33,1 μ — 384,6 μ]

Durchschnitt $\frac{1}{222}$ engl. Z. [112,6 μ]

Insekten $\frac{1}{755} - \frac{1}{200}$ engl. Zoll [33,1 μ — 125 μ]

Durchschnitt $\frac{1}{419}$ engl. Z. [59,6 μ]

Bowman kommt auf Grund dieser Messungen zu dem Schlusse, dass „die Muskelfasern der Fische viermal dicker sind, als die der Vögel, welche die dünnsten von allen Tieren haben. Nächst den Fischen kommen die Insekten, dann die Reptilien endlich die Mammalia."

---

[1]) 1 μ = $\frac{1}{25\,000}$ eines englischen Zolles.

Inwieweit die Messungen, die Bowman von den verschiedenen Tierklassen angegeben hat, richtig sind, kann ich nicht beurteilen, da ich ähnliche Untersuchungen nicht angestellt habe, doch kam in neuerer Zeit Mayeda [1]) zu demselben Resultate. Was aber die Angaben Bowman's über die Muskelfasern des Menschen betrifft, so entsprechen sie gewiss nicht den thatsächlichen Verhältnissen, was weiter unten noch ausführlicher erläutert wird. Jedenfalls muss ich auf einen Umstand aufmerksam machen, der bei allen vergleichenden Messungen eine wesentliche Bedeutung hat, bisher aber noch nicht gewürdigt wurde, dass es nämlich in hervorragender Weise darauf ankommt, welche Muskeln man zum Vergleiche wählt. Die Richtigkeit dieser Behauptung werden die beiden folgenden Tabellen auf den ersten Blick beweisen.

Durchmesser der Fasern des Diaphragma

vom Menschen: a) vom kräftigen Individ. 57,5 μ
b) vom schwächlichen Individ. 17,5 μ
c) vom 6monatl. Embryo 7,5 μ
vom Kaninchen: 25 μ.

Durchmesser der Fasern des M. rectus sup.

vom Menschen: a) vom kräftigen Individ. 17,5 μ
b) vom schwächlichen Individ. 12,5 μ
c) vom 6monatl. Embryo 5 μ
vom Kaninchen: 25 μ.

Wählt man also beispielsweise das Diaphragma zum Vergleiche, so würde sich ergeben, dass die Muskelfasern des Menschen etwas mehr als doppelt so dick sind, als die des Kaninchens [57,5 $\mu$ : 25 $\mu$]. Fällt aber die Wahl auf den geraden Augenmuskel, so bekäme man das grundverschiedene Resultat, dass die Fasern beim Menschen ebenso dick sind, wie beim

[1]) Mayeda, Zeitschrift für Biologie. Bd. 27. pag. 119.

Kaninchen [17,5 $\mu$]. Ähnlich ergeht es beim Vergleiche der Muskulatur des 6 monatlichen Embryos mit der des Erwachsenen. Während beim letzteren die Fasern des Diaphragmas ca. 8 mal so dick sind, wie beim 6 monatlichen Fötus, sind die Fasern des M. rectus sup. nur $3^1/_2$ mal so dick. Ganz ähnlich verhält es sich auch mit dem Beispiel der Muskeln eines kräftigen und eines schwächlichen Individuums. Man erhält demnach auf diese Weise beträchtlich verschiedene Resultate und kann sich gänzlich falsche Vorstellungen bilden. Wie wir später sehen werden, bekommt man bei vergleichenden Messungen dicker Muskeln viel bedeutendere Differenzen, als bei dünnen Muskeln, was ja auch schon das oben angeführte Beispiel von Diaphragma und M. rectus sup. bestätigt, obwohl diese beiden Muskeln durchaus noch nicht die Extreme darstellen.

Es wurden aber auch Untersuchungen an den identischen Muskeln verschiedener Individuen derselben Species, und zwar vornehmlich am Menschen angestellt. Wir lesen darüber wieder in Köllikers Handbuch [1]): „Nach allem, was man weiss, zeigen sich bei Männern und Weibern, schwächlichen und kräftigen Menschen in der Dicke der Muskelfasern keine durchgreifenden Verschiedenheiten, dagegen möchte es leicht sein, dass hier die eine Endzahl, dort die andere die überwiegende wäre." Dagegen giebt Bowman an, dass die Muskelfasern des weiblichen Geschlechtes ca. um ein Viertel dünner wären, als die des männlichen Geschlechtes, „doch", gibt er selbst zu, „wäre eine genauere Untersuchung in dieser Frage noch sehr wünschenswert." Schwalbe und Mayeda hingegen behaupten, dass sowohl Ernährung, als Geschlecht von wesentlichem Einflusse auf die Dicke der Fasern seien. Meine Messungen nun führen mich auch zunächst zu der Überzeugung, dass der Ernährung eine bedeutende Rolle bei der Entwickelung

[1]) pag. 186. Dasselbe in der Auflage von 1889.

der Muselfasern zukommt und ich verweise, um ein in dieser Hinsicht extremes Beispiel zu bringen, wieder auf die frühere Tabelle, in welcher das Diaphragma des kräftigen Individuums 57,5 $\mu$ in seinen Fasern mass, während derselbe Muskel, welcher dem Kadaver eines schwächlichen Individuums entnommen wurde, nur 17,5 $\mu$ dicke Fasern aufwies. Auch beim M. rectus sup. derselben Individuen zeigen sich noch beträchtliche Unterschiede, indem sich die Dicken der Fasern mit 17,5 $\mu$ und 12,5 $\mu$ gegenüberstanden. Daraus folgt nun mit zwingender Notwendigkeit, dass bedeutende Unterschiede der Muskelfaserdicke bei verschiedenen Menschen anerkannt werden müssen, denn es lässt sich über die Thatsache, dass derselbe Muskel bei dem einen Individuum $^2/_3$ bis 3 mal so dicke Fasern zeigt, als bei einem zweiten, nicht hinweggehen. An diese Thatsache in Verbindung mit der allbekannten Regel, dass schlecht genährte Menschen schon bei der Betrachtung durch die mangelhafte Entwickelung ihrer Muskulatur auffallen, werde ich noch späterhin als wichtiges Beweismittel einer von mir aufgestellten Behauptung erinnern.

Bowmans Angabe nun, dass beim weiblichen Geschlechte die Muskelfasern ca. um ein Viertel dünner wären, als beim männlichen, wird von Schwalbe und Mayeda durch ähnliche Resultate bestätigt und mag ja in den von ihnen untersuchten Fällen zugetroffen haben, doch ist dies dann ganz ebenso zu erklären, wie bei den eben angegebenen Unterschieden zwischen den beiden Individuen des männlichen Geschlechtes. Der physiologische Unterschied des Geschlechtes als solcher hat gewiss auf die Entwickelung der Muskeln keinen Einfluss, wenige Fälle, wie z. B. die Kehlkopfmuskeln ausgenommen. Nachdem aber in der Regel das „schwache Geschlecht" nicht so sehr in die Lage kommt, seine Muskelkraft zu verwenden, wie dies beim männlichen Geschlechte der Fall ist, und es andererseits im Durchschnitt nicht die Körpergrösse und das Gewicht des

letzteren erreicht[1]), so dürften derartige Resultate gewiss häufig gefunden werden. Es ist dies aber dann, wie gesagt, auf diesen rein mechanischen Grund zurückzuführen. Im allgemeinen hat sicherlich der kräftige Mann dickere Muskelfasern, als das schwächliche Weib von gleicher Grösse, aber es lässt sich kaum bezweifeln, dass eine starke Frauensperson besser entwickelte Muskelfasern aufweisen wird, als ein schwacher oder schlechtgenährter Mann.

Diese Angaben beziehen sich selbstverständlich alle nur auf Individuen, welche ungefähr auf der gleichen Höhe der Entwickelung stehen. Wohl finden sich aber immer — und alle Autoren erkennen dies an — beträchtliche Grössenunterschiede der Muskelfasern bei verschiedenen Individuen aus ungleichen Entwickelungsstadien. Kölliker[2]) giebt darüber an, dass beim fünfmonatlichen Embryo die Fasern zum Teile fünfmal stärker sind, als bei dem aus dem 2. Monate. Beim Neugeborenen sollen sie grösstenteils zweimal, zum Teile selbst drei und viermal mehr messen, als im 4. oder 5. Monate, und beim Erwachsenen wieder ungefähr fünfmal mehr, als beim Neugeborenen betragen. Als Masse giebt er an:

| | | |
|---|---|---|
| beim | 2monatlichen Embryo | 2,2 $\mu$ — 4,5 $\mu$ |
| „ | 4 „ „ | 6 $\mu$ — 11 $\mu$ |
| „ | Neugeborenen | 12 $\mu$ — 15 $\mu$ — 19 $\mu$. |

Im ähnlichen Sinne wie Kölliker sprach sich schon früher Bischoff[3]) aus, welcher die Rückenmuskeln verschieden grosser Embryonen untersuchte und eine konstante Zunahme bis zur Geburt fand und zwar auf Grundlage folgender Messungen:

---

[1]) Vergl. Vierordt, Daten und Tabellen, 1893, pag. 5 und Quetelet, Anthropometrie 1870, pag. 177.

[2]) Handbuch, pag. 210—212.

[3]) Bischoff, Entwickelungsgesch. 1842, pag. 449.

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Embryo von 10‴ Länge: | 0,00025—0,0003 | Par.Zoll[1]) | [6,75 $\mu$ — 8,1 $\mu$] |
| 1″ 3‴ | „ | 0,00031 | „ „ | [8,37 $\mu$] |
| 1″ 9‴ | „ | 0,00036 | „ „ | [9,72 $\mu$] |
| 2″ 7‴ | „ | 0,00036 | „ „ | [9,72 $\mu$] |
| 6 Monaten: | | 0,0004 | „ „ | [10,8 $\mu$] |
| Neugeborenes Kind: | | 0,0006 | „ „ | [16,2 $\mu$] |

Ganz im Gegensatz zu Bischoff hatte Valentin[2]) eine fortwährende Abnahme der Dicke mit dem Wachsen des Embryos konstatiert, wobei ihm die Halsmuskeln als Material dienten. Er kam schliesslich zu dem Resultate, dass die Fasern beim achtwöchentlichen Embryo eine Dicke von 0,0007 Pariser Zoll [= 18,9 $\mu$], beim Neugeborenen aber nur von 0,00022 Pariser Zoll [= 5,0 $\mu$] besitzen, während die Zwischenstadien gegen die Geburt hin ein stetiges Absinken aufweisen sollen. Doch sind Valentins Angaben, die in dieser Form ganz vereinzelt dastehen, um so weniger überzeugend, als seine Methode: — „Zerdrücken der Muskeln zwischen zwei Glasplatten" — nicht sehr Vertrauen erweckend ist. Eine Bestätigung der Angaben Valentins bis zu einem gewissen Grade giebt Felix, indem er zwar ein stetiges Wachsen des Durchmessers vom 4. Monate an zugiebt, aber andrerseits gefunden haben will, dass der Dickendurchmesser der Fasern aus verschiedenen Muskeln eines $2^1/_2$ Monate alten Embryos ungemein gross — zwischen 13 und 19 $\mu$ schwankend — sei. Er folgert, dass der Dickendurchmesser bis zum 3. Monate gewaltig zunimmt, dass in der Zeit zwischen dem 3. und 4. Monate ein beträchtlicher Abfall, und von da ab wieder eine stetige Zunahme eintritt.

Meine Untersuchungen über diesen Punkt erstrecken sich nur bis zum 4. Embryonalmonat, da ich leider aus Mangel an entsprechendem Material jüngere Stadien nicht mit einbeziehen

---

1) Ein Pariser Zoll = 27 mm.

2) Valentin, Entwickelungsgesch. 1835. pag. 269.

konnte. Vom 4. Monate an zeigen die Muskelfasern ein fortwährendes, wenn auch nur langsames und geringes Dickenwachstum bis zur Geburt.

Während die Querschnittsdurchmesser im 4. Monate 3,1—3,8 $\mu$ im Durchschnitte betragen, messen sie im 5. Monate 3,8—5 $\mu$, im 6. Monate 5—7,5 $\mu$, beim Neugeborenen ca. 7,5—8,1 $\mu$. Es nimmt also der Dickendurchmesser der Muskelfasern nach meinen Messungen vom 4. Monate bis zur Geburt um etwas mehr als das Doppelte zu, und stimmt dies demnach mit der Angabe Kölliker's so ziemlich überein. Nicht aber kann ich Kölliker's Behauptung bestätigen, dass „die Fasern des Erwachsenen ungefähr fünfmal dicker sind, als beim Neugeborenen". Da gestalten sich die Verhältnisse viel komplizierter, und ich werde noch später des Ausführlichen darauf zu sprechen kommen. —

## III.

Ich komme zum letzten Punkte unserer Betrachtung, dessen Klärung der eigentliche Gegenstand dieser Arbeit ist. Es drängt mich, an dieser Stelle, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Emil Zuckerkandl meinen innigsten Dank sowohl für die Anregung zu dieser Untersuchung, als auch für die nicht genug zu schätzende Unterstützung in der Ausführung auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Professor Dr. Ferdinand Hochstetter zu vielem Danke verpflichtet.

Die Fasern der verschiedenen Muskeln desselben Individuums zeigen nicht dieselben Querschnittsdurchmesser, sondern ergeben bedeutende Differenzen. Diese Thatsache wurde bis in die neueste Zeit nur sehr wenig gewürdigt. Grösstenteils ist es wieder nur die nackte Thatsache, die in manchen, durchaus nicht in allen Handbüchern erwähnt wird, obwohl ja doch dieses Verhalten der Muskeln höchst auffällig ist, und zu mancherlei Erwägungen Anlass giebt.

In den verschiedenen Handbüchern der Histologie finden sich in der Regel nur mit wenigen Worten und Zahlen die Schwankungen der Dickendurchmesser angedeutet. Die Werte variieren bei den einzelnen Autoren nicht unbeträchtlich. So sehen wir als Grenzwerte angegeben bei:

| | |
|---|---|
| Toldt[1]) | — 15 u. 50 $\mu$ |
| Schiefferdecker[2]) | — 30,6 u. 65,7 $\mu$ |
| Stöhr[3]) | — 15 u. 50 $\mu$ |
| Hoffmann[4]) | — 12 u. 60 $\mu$ |
| Rauber[5]) | — 30 u. 70 $\mu$ |
| Bowman[6]) | — 40 u. 130 $\mu$ |
| Kölliker[7]) | — 11 u. 67 $\mu$ |
| Ziegler[8]) | — 15 u. 55 $\mu$. |

Nur Kölliker macht eine kleine Unterscheidung, indem er angiebt, dass „die Muskelfasern am Rumpfe und an den Gliedmassen ohne Ausnahme stärker sind, als am Kopfe (von 34 $\mu$ — 67 $\mu$), wo namentlich die Antlitzmuskeln durch geringe Dicke (11 $\mu$ — 34 $\mu$) ihrer Fasern sich auszeichnen". Grützner[9]) macht die ganz spezielle Angabe, dass die Erweiterer des Kehlkopfes viel dünnere Bündel haben, als die Verengerer, namentlich als diejenigen Fasern des M. vocalis, die in unmittelbarer Nähe des inneren Randes des Stimmbandes liegen. Das ist so ziemlich alles, was sich über den Gegenstand in der Litteratur bis auf

---

1) Toldt, Lehrbuch der Gewebelehre. 1888. pag. 88.

2) Schiefferdecker, Gewebe des menschlichen Körpers v. Behrens, Kossel und Schiefferdecker. II. Bd. pag. 116.

3) Stöhr, Lehrb. d. Histol. 1887, pag. 38, wahrscheinlich nach Toldt citiert.

4) Hoffmann, Lehrb. d. Anatom. d. Mensch. 1877. I. pag. 307.

5) Rauber, Lehrb. d. Anatom. d. Mensch. 1892. pag. 86.

6) Bowman, Cyclop. of Anat. and Phys. III.

7) Kölliker, Gewebelehre des Menschen.

8) Ziegler, Lehrb. d. allgem. u. spez. pathol. Anat. 1892. II. pag. 241.

9) Grützner, Recueil zoolog. Suisse. I. pag. 665.

die jüngste Zeit auftreiben lässt, und es ist jedenfalls auffallend, dass viele ausführliche Werke, ja selbst die Monographie Ranvier's[1]) über die Muskulatur mit keinem Worte dieser Verhältnisse erwähnen.

Erst in neuester Zeit haben sich Schwalbe und Mayeda eingehend mit dieser Frage beschäftigt, wie ich aus der, mir leider erst spät zu Händen gekommenen Arbeit ersehe. Doch differieren unsere Resultate in vielen Punkten nicht unwesentlich.

Aus meinen Untersuchungen, die sich hauptsächlich auf die Gewebe stützen, welche einem justifizierten, kräftigen Individuum aus den dreissiger Jahren einige Stunden nach der Hinrichtung entnommen, zunächst in Flemming'sche Lösung gebracht, dann der aufsteigenden Alkoholbehandlung unterzogen wurden, geht hervor, dass die oben angeführten Masse der verschiedenen Autoren zum grössten Teile den thatsächlichen Grenzwerten nicht entsprechen, was ja auch schon aus ihrer Verschiedenheit untereinander erhellt. Die Zahlen mögen ja für den einen Fall immer ganz zutreffend sein, es ist jedoch fraglich, ob die betreffenden Autoren auch immer die extremsten Muskeln für die Bestimmung der Grenzwerte gewählt haben.

Ich bekam aus dem oben angegebenen Materiale folgende Werte der typischen Fasern:

| | |
|---|---|
| M. rectus superior | 17,5 $\mu$ |
| M. frontalis | 30 $\mu$ [atypische Fasern v. 10 u. 50 $\mu$] |
| M. intercostalis internus | 37 $\mu$ |
| M. temporalis | 50 $\mu$ |
| M. palmaris brevis | 50 $\mu$ |
| M. rectus abdominis | 50 $\mu$ |
| Diaphragma | 57,5 $\mu$ |
| M. tibialis anticus | 62,5 $\mu$ |

[1]) Ranvier, Système musculaire.

M. triceps 62,5 $\mu$
M. gastrocnemius[1]) 62,5 $\mu$
M. Longissimus dorsi 75 $\mu$
M. gluteus maximus 87,5 $\mu$ [atypische Fasern v. 25 u. 100 $\mu$].

Ich bin nun auch nicht ganz sicher, ob sich in dieser Muskelserie die extremsten Beispiele der Dickendifferenzen zeigen, und ob es nicht vielleicht Muskeln giebt, die noch dünnere Fasern besitzen, als der gerade Augenmuskel und noch dickere, als der M. gluteus maximus. Jedenfalls aber werden diese beiden Muskeln von andern kaum mehr viel in der einen oder anderen Richtung übertroffen werden und ich kann von diesem Standpunkte aus die Masse dahin zusammen fassen, dass die Muskeln eines in den dreissiger Jahren stehenden, kräftigen Mannes sehr verschieden dicke Fasern besitzen, deren Durchmesser zwischen 17 und 87 $\mu$ schwanken, wenn man nur die typischen Fasern in Betracht zieht. Nimmt man aber auch auf die atypischen Fasern Rücksicht, also auf jene, welche, wie ich sub I. ausgeführt habe, mit unter die typischen eingestreut, bald einen dickeren, bald einen dünneren Querschnitt haben, als diese, so ergeben sich Grenzwerte von 10 und 100 $\mu$.

Solche bedeutende Unterschiede, regelmässig angetroffen, müssen ihren tieferen Grund haben und können nicht zufällige Ergebnisse sein. Ich will mich im folgenden bemühen, dem Grunde dieser Erscheinung näher zu kommen und ihre Bedeutung für die Physiologie der Muskulatur zu ermitteln.

---

[1]) Ich will an dieser Stelle kurz erwähnen, dass beim M. gastrocnemius die Faserquerschnitte ganz eigentümliche Bilder zeigten. Neben normalen Fasern fanden sich auch solche, die einen deutlichen Spalt aufweisen. Dieser ist kreisrund oder oval, so dass eine mittlere Scheibe und ein äusserer Ring gebildet wird. Die Scheibe ist etwas dunkler, als der Ring, welcher eine sehr ausgeprägte Radiärstreifung besitzt. Im Übrigen verweise ich auf die Abbildung dieser merkwürdigen Gebilde, die in gewisser Hinsicht an die Formen erinnern, welche die Muskeln auf ihrem Querschnitte nach Einwirkung von Essigsäure zeigen, sich aber von diesen wesentlich durch den konzentrischen Spalt unterscheiden.

Scheinbar liegt die Erklärung sehr nahe, die kräftigen Muskeln sind eben aus dicken, die schwachen aber aus dünneren Fasern zusammengesetzt. Das trifft nun, wenn man die frühere Tabelle, in welcher die Querschnittsdurchmesser der Fasern von den verschiedenen Muskeln des menschlichen Körpers angegeben sind, betrachtet, vollkommen zu. Und doch ist damit der Gegenstand durchaus nicht zur Genüge erklärt, wie folgende einfache Erwägung zwanglos lehrt.

Das Weber'sche[1]) Gesetz über die Arbeitsleistung eines Muskels sagt aus, dass die Hubhöhe von der Länge der Fasern, die Grösse des gehobenen Gewichtes vom physiologischen Querschnitt proportional abhängig ist. Nachdem nun die Arbeit das Produkt von Masse und Höhe ist, so ist sie auch proportional dem Produkte aus physiologischem Querschnitt und der Länge der Fasern oder dem Volumen des Muskels.

Nehmen wir nun bei unserer Betrachtung die Länge der zu vergleichenden Muskeln als gleich an und setzen wir dafür die Einheit, so können wir sie füglich vernachlässigen und können dann sagen: die Arbeit, die ein Muskel leisten kann, wird um so grösser sein, je grösser sein physiologischer Querschnitt ist. Es ist nun sofort einleuchtend, dass, wenn dieses Gesetz zutrifft — und es zweifelt heute niemand an dessen Richtigkeit — es für die Arbeitsfähigkeit eines Muskels von bestimmter Gesamtdicke vollkommen gleichgültig ist, ob er aus dünnen oder aus dicken Fasern zusammengesetzt ist. Es sind eben in dem einen Falle viel mehr Fasern nötig, um die Dicke des Muskels herzustellen, als in dem anderen, aber die Summe ergiebt in beiden Fällen den gleichen physiologischen Querschnitt. Ein geringfügiger Unterschied wird sich zwar in der Weise statuieren lassen, als ja

---

[1]) Ed. Weber, Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, III. Bd., 2. Abteilung.

von zwei Muskeln mit gleichem absoluten Querschnitt derjenige Muskel, welcher dünnere und infolgedessen auch mehr Fasern besitzt, dadurch, dass das Perimysium und das zwischen den Bündeln gelegene Bindegewebe einen gewissen Raum des Querschnittes einnimmt, immerhin einen mathematisch geringeren physiologischen Querschnitt haben wird, als der Muskel mit breiten Fasern. Aber diese Differenz ist eben so klein, dass sie bei unserer Betrachtung gewiss übergangen werden darf. Im allgemeinen kann man daher sagen, dass der physiologische Querschnitt nicht geändert wird, ob nun der Muskel dünne oder dicke Fasern besitzt, und dass infolgedessen auch seine mechanische Kraft in beiden Fällen die gleiche bleibt. Es wird demnach der M. biceps z. B. gewiss dieselbe Arbeit leisten, ob er nun aus dicken und verhältnismässig weniger Fasern besteht, wie dies in der That ist, oder ob er aus dünnen, aber entsprechend mehr Fasern bestände, wenn nur sein Volumen in beiden Fällen das gleiche ist. Wir kommen demnach zu dem Schlusse, dass die Dicke der Fasern für die Kraft eines Muskels von bestimmtem Volumen vollkommen gleichgültig ist. Trotzdem besteht aber ein wesentlicher Zusammenhang zwischen der Dicke der Fasern und der Stärke des entsprechenden Muskels. Zur Aufklärung dieser paradox klingenden Behauptung müssen wir aber etwas weiter ausholen.

Ich habe die Muskeln eines neugeborenen Kindes untersucht, ferner die eines 6-, 5—6-, 5- und 4monatlichen Embryos, und zwar des leichteren Vergleiches halber in der Regel dieselben Muskeln, von denen ich bis zu einem gewissen Grade nach ihrem Verhalten im erwachsenen Individuum grosse Differenzen erwarten durfte. Es sind dies die Mm. gluteus maximus und rectus superior, denen ich wegen der Kontrole noch irgend welche andere (M. biceps, M. sartorius, M. intercostalis internus, Diaphragma) anschloss. Die Masse, welche ich für die Querschnittsdurchmesser erhielt, sind folgende:

| | |
|---|---|
| 4 monatlicher Embryo | M. gluteus maximus 3,7 $\mu$ [Weismann'sche Fasern 17,5 $\mu$] |
| | M. intercostalis int. 3,1 $\mu$ |
| | M. sartorius 3,1 $\mu$ |
| 5 monatlicher Embryo | M. gluteus maximus 3,8—5 $\mu$ |
| | M. rectus superior 3,8 $\mu$ |
| | M. sartorius 3,8 $\mu$ |
| 5—6 monatlicher Embryo [1]) | M. biceps 7,5 $\mu$ [atypische Fasern 2,5 und 12,5 $\mu$] |
| | M. rectus superior 5 $\mu$ |
| | Diaphragma 7,5 $\mu$ [atyp. Fasern 5 und 25 $\mu$] |
| 6 monatlicher Embryo | M. gluteus maximus 5 $\mu$ [atypische Fasern 2,5 und 7,5 $\mu$] |
| | M. rectus superior 2,5—5 $\mu$ |
| | M. biceps 5 $\mu$ |
| | Diaphragma 7,5 $\mu$ [atypische Fasern 2,5—1,5 $\mu$] |
| Neugeborenes Kind | M. gluteus maximus 7,5—8,1 $\mu$ |
| | M. rectus superior 7,5 $\mu$ |
| | M. biceps 7,5 $\mu$ |

Wir sehen aus dieser Darstellung, dass die Schwankungen der Querschnittsdurchmesser im embryonalen Leben sich in unvergleichlich engeren Grenzen bewegen, ja dass sogar manche Muskeln, die in der späteren Entwicklung sehr bedeutende Unterschiede in der Faserndicke zeigen, im intrauterinen Leben ganz gleich dicke Fasern besitzen.

Während sich in den Präparaten des Erwachsenen (justifiz.) das Verhältnis zwischen der Faserndicke des M. rectus superior

[1]) Chromsäurepräparat. In Chromsäure, resp. Müller'scher Flüssigkeit quellen die Muskelfasern ziemlich beträchtlich auf, so dass man bei Messungen der Querschnitte höhere Werte erhält. -- Knoll [Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wiss. Bd. 98. 1889. p. 463] behauptet im Gegensatz hinzu, dass die Müller'sche Flüssigkeit eine schrumpfende Wirkung auf die Muskelfasern ausübe.

und der des M. gluteus maximus wie 1 : 5 gestaltet [17,5 und 87,5 $\mu$], ist beim 5 monatlichen Embryo das Verhältnis wie 1 : $1^1/_3$, beim 6 monatlichen Embryo im Durchschnitt wie 1 : $1^1/_2$, beim Neugeborenen fast wie 1 : 1, wo demnach die Fasern so ziemlich gleich dick sind, welch letztere Angabe sich auch in der Arbeit von Schwalbe und Mayeda bestätigt findet. Dagegen ist die beträchtliche Dicke der Fasern des Diaphragmas im Embryo auffallend. Beim Erwachsenen misst der Durchmesser beim Diaphragma 57,5 $\mu$, beim M. gluteus maximus 87,5 $\mu$, es ist also das Verhältnis ungefähr 1 : $1^1/_2$. Beim Embryo sehen wir merkwürdigerweise das Verhältnis umgekehrt, es hat das Diaphragma im 6. Monate dickere Fasern [7,5 $\mu$], als der M. gluteus maximus [5 $\mu$] und sie verhalten sich, wie $1^1/_2$ : 1. Bei dem in Chromsäure gehärteten Embryo aus dem 5.—6. Monate messen zwar beide 7,5 $\mu$, aber es ist zu bemerken, dass das Diaphragma viel dickere atypische Fasern [25 $\mu$] besitzt, als der M. gluteus maximus [12,5 $\mu$].

Es resultiert aus diesen Thatsachen gewiss das Eine, dass die Dicke der Fasern, welche wir in den Muskeln des späteren Alters finden, im Embryo nicht prädestiniert ist. Es tritt also erst nach der Geburt die auffallende Differenzierung der Fasern ein, und das legt jedenfalls den Gedanken nahe, dass der Beginn der Thätigkeit und die Ausbildung der Funktionen den Anstoss zu diesen Veränderungen der Muskeln giebt. Wir sehen im weiteren Verlaufe der Entwickelung, dass an die diversen Muskeln die verschiedenartigsten Anforderungen gestellt werden. Nicht nur, dass der Körper wächst und dadurch auch die einzelnen Teile schwerer werden, kommt es ausserdem noch zur Ausbildung der Funktionen, wofür namentlich die Extremitätenmuskeln schöne Beispiele geben. Es ist ganz klar, dass durch das Stehen, Gehen, Laufen, durch die koordinierten Bewegungen der oberen Extremitäten den Muskeln ganz mannigfache Arbeiten zugetraut werden, dass durch diese

neuen Funktionen nicht nur die Leistung der Muskeln gesteigert wird, sondern dass sie auch verschieden gesteigert wird.

Da die Gewichte wachsen, müssen auch die Muskeln dicker werden, denn sie müssen sich der Arbeit accommodieren. Ich habe schon früher bei der Besprechung des Weber'schen Gesetzes darauf hingewiesen, dass die Kraft des Muskels einzig und allein von seinem physiologischen Querschnitt abhängt. Es ist also unbedingt notwendig, dass, wenn die Lasten wachsen, die Muskeln dicker werden. Dass dies thatsächlich der Fall ist, davon kann man sich durch die blosse Betrachtung überzeugen. Es werden also die Muskeln dicker, und da die Lasten für die einzelnen Muskeln verschieden wachsen, wird auch ihre Dickenzunahme eine verschieden starke sein.

Wir sehen nun aber weiter aus dem Vergleiche der vorstehenden Tabelle mit derjenigen, welche die Kaliber beim Erwachsenen angiebt, dass auch die Muskelfasern sehr verschieden wachsen, und dass sie gerade in jenen Muskeln stärker wachsen, deren Funktion eine Steigerung erfährt, während sie bei den schwächer bleibenden Muskeln in der Dicke zurückbleiben. Es haben also die einzelnen Muskeln ganz verschiedene Wachstumsenergien ihrer Fasern und aus diesem Umstande sind die auffallenden Grössendifferenzen im erwachsenen Individuum zu erklären. Während die Fasern des M. gluteus maximus und des M. rectus superior beim Neugeborenen noch gleichmässig ungefähr 7,5 $\mu$ dick sind, misst beim Erwachsenen der Querschnittsdurchmesser einer Faser des M. gluteus maximus 87,5 $\mu$, des M. rectus superior aber nur 17,5 $\mu$, d. h. mit anderen Worten: Die Durchmesser der Fasern des M. gluteus maximus werden in derselben Zeit 11—12 mal so gross, die des M. rectus superior kaum $2^1/_2$ mal oder die Wachstumsenergie der Durchmesser ist bei den Fasern des M.

gluteus maximus ca. fünfmal so gross, als bei denen des geraden Augenmuskels.

Die einzelne Faser selbst aber wird, da ja die Fläche quadratisch zunimmt, beim M. gluteus ca. 144 mal so dick, während sie beim M. rectus sup. nur etwa $6^1/_2$ mal so dick wird, als sie beim Neugeborenen war. Es repräsentiert dies demnach einen Unterschied in der Wachstumsenergie um das 22 fache. (s. die Abbildungen.)

Diese wenigen Zahlen führen eine beredte Sprache und beweisen überzeugend, dass die Muskelfasern in ihrem Dickenwachstum sich der Arbeit accommodieren, dass also jene Muskeln, welche schwere Arbeit zu leisten haben, dickere Fasern bekommen — es lässt sich dies in der Tabelle genau für jeden einzelnen Fall verfolgen —, als die mit geringerer Funktion, so zwar dass umgekehrt aus der Dicke der Fasern auf die Zunahme der Leistung des betreffenden Muskels von der Geburt an geschlossen werden kann.

Die verschiedene Dicke der Fasern beim Erwachsenen ist aber zunächst nur ein Massstab für den Grad der Funktionssteigerung seit der Geburt. Dafür allerdings sind die Kaliber beinahe der mathematische Ausdruck. Damit wäre aber noch nicht gesagt, dass die Muskeln mit dickeren Fasern auch stärker sind, als die Muskeln mit dünnen Fasern, denn die Stärke hängt, wie ich schon wiederholt hervorgehoben habe, nur von der Dicke [respect. dem physiologischen Querschnitte] des ganzen Muskels ab. Nun sehen wir aber, dass es keinen dicken Muskel mit dünnen Fasern, keinen dünnen mit dicken Fasern giebt, so dass im allgemeinen eine Proportionalität zwischen Dicke des Muskels und seiner Fasern herrscht. Es ist daher im allgemeinen der Schluss gewiss gestattet, dass die starken Muskeln aus dicken, die schwachen aus dünnen Fasern zusammengesetzt sind. Es liesse sich allerdings folgende Erwägung dagegen geltend machen.

Wir beobachten nämlich bereits beim Neugeborenen eine Arbeitsleistung, denn das Kind bewegt die Augen, die Extremitäten, es athmet u. s. w. Es haben also die Muskeln schon hier sehr verschiedene Funktionen, indem die Widerstände, welche zu bewältigen sind, im jeweiligen Falle ganz andere sind. Dem entsprechend sehen wir aber auch schon beim Neugeborenen, dass die einzelnen Muskeln nicht nur, wie Theile[1]) nachgewiesen hat, verschieden schwer sind — denn dieses Moment könnte ja nur auf der ungleichen Länge beruhen —, sondern dass sie in der That schon verschiedene Dicken in jenen Stadien aufweisen. In Stadien also, wo, wie ich früher gezeigt habe, die Fasern selbst annähernd gleich dick sind, so dass die verschiedenen Dicken der Muskeln nicht auf ungleich starke Kaliber zurückgeführt werden können. Wir müssen also unbedingt annehmen, dass die Muskeln des Neugeborenen dadurch verschieden dick sind, dass die Zahl ihrer Fasern eine verschiedene ist. Es ist also für die spätere Dicke und Stärke der Muskeln nicht nur das Kaliber der Fasern massgebend, sondern auch die Grösse der Anlage des Muskels, respektive die Zahl der Fasern, wie sie sich beim Neugeborenen schon findet. Nehmen wir z. B. an, dass ein Muskel, der beim Neugeborenen nur halb so dick ist, wie ein anderer, postembryonal eine stärkere Wachstumsenergie aufweist, als dieser, so müsste er doppelt so dicke Fasern bekommen, um so dick zu werden, als der zweite. Es könnte also aus der grösseren Dicke der Fasern in diesem Falle nicht geschlossen werden, dass der erste Muskel der kräftigere sei, nachdem sie ja beide denselben physiologischen Querschnitt haben.

Es scheint nun aber — und darin liegt das Wesentliche — diese Einrichtung so getroffen zu sein, dass die im späteren

---

[1]) Theile, Nova acta der Kaiserl. Leop.-Carol.-Deutschen Akad. der Wissenschaften. Halle 1884.

Wachstum stärker in die Dicke wachsenden Muskeln, deren Dickenzunahme aber dann auf der Kaliberzunahme der einzelnen Fasern beruht, schon beim Embryo eine grössere Dicke besitzen, die aber hier durch die grössere Anzahl der Fasern bedingt ist. Es scheinen also diese beiden Momente sich gegenseitig zu unterstützen, indem die beim Embryo und Neugeborenen schon dickeren Muskeln auch späterhin an Dicke bedeutend zunehmen, während das Dickenwachstum der Fasern von Muskeln, welche beim Embryo zarter sind, auch späterhin nicht mit den ersteren gleichen Schritt zu halten scheint. Beliebige Beispiele wenigstens bestätigen dies. Nehmen wir z. B. den M. gluteus maximus. Obwohl er beim Erwachsenen so bedeutende Durchmesser seiner Fasern aufweist, sehen wir, dass er auch beim Neugeborenen eine bedeutende Dicke besitzt. Das Gegenteil ist beim M. rectus superior der Fall. Es ist also die Ausdrucksweise Theile's, dass die Muskeln des Kopfes im Wachstum den übrigen Muskeln voraus sind, nicht richtig, denn wir sehen, dass z. B. der gerade Augenmuskel beim Neugeborenen bedeutend dünner ist, als der M. gluteus maximus. Es kann also von einem „Voraussein" nicht die Rede sein. Nur wenn man zeigen könnte, dass es einen Muskel giebt, der schon beim Neugeborenen sehr dick ist und auf dieser Stufe der Dicke trotz des späteren allgemeinen Wachstums stehen bleiben würde, dann könnte man sagen, dass es Muskeln giebt, die bei der Geburt im Wachstum bereits vor sind und infolgedessen im postembryonalen Leben eine Dickenzunahme der Kaliber nicht mehr nötig haben.

Wir sehen also, dass die späteren Verhältnisse beim Embryo ihr Analogon haben, so dass dadurch die Proportionalität nicht umgestürzt wird. Es lässt sich daher mit Recht sagen, dass im allgemeinen die dicken, also starken Muskeln aus dickeren, die zarten und demnach schwächeren Muskeln aus dünneren Fasern gebildet werden.

Der scheinbare Widerspruch, auf den ich schon zu Beginn

der Erörterung hinwies und der darin besteht, dass ich einmal behaupte, es sei für die Kraft eines Muskels von bestimmter Dicke vollkommen gleichgültig, ob er aus dicken oder aus dünnen Fasern besteht, und dann wieder den Satz hinstelle, dass die starken Muskeln im allgemeinen dicke, die schwachen dünne Fasern besitzen, wird sich nun nach dem vorher Gesagten leicht aufklären lassen. Der starke Muskel müsste durchaus nicht aus dicken Fasern gebaut sein, denn eine vermehrte Anzahl dünner Fasern würde denselben Effekt bewirken; er hat aber in der That dicke Fasern, weil er ja, um stark zu sein, dick sein muss, und seine Dicke — abgesehen von der schon früher besprochenen Grösse seiner ursprünglichen Anlage — nur durch ein Dickenwachstum der Fasern zu stande gekommen ist.

Daraus nun, dass die Muskelfasern nicht in gleichmässiger Weise an Dicke zunehmen, erklärt sich auch meine frühere Behauptung, dass es beim Vergleiche der Fasern verschiedener Individuen oder Klassen wesentlich darauf ankommt, welche Muskeln man für die Untersuchung wählt, da ja die Fasern von schwachen Muskeln immer viel weniger ausgebildet sind, und daher die Variabilität des Querschnittsdurchmessers in weit engeren Grenzen liegt.

Auf die frühere Erwägung lässt sich z. B. auch die schon citierte Angabe Kölliker's zurückführen, dass die Fasern der Muskeln am Rumpfe und an den Gliedmassen stärker sind, als am Kopfe, wo namentlich die Antlitzmuskeln eine geringe Dicke ihrer Fasern aufweisen. Denn es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die meisten Muskeln des Kopfes eine viel kleinere Arbeit zu verrichten haben, als am Rumpfe und an den Gliedmassen, und dass gerade die Antlitzmuskeln einen verhältnismässig geringen Widerstand zu bewältigen haben. Die ersteren haben infolgedessen im allgemeinen eine geringere Gesamtdicke und in gleichem Sinne auch eine geringere Dicke der einzelnen Fasern, als die letzteren. Allerdings ist gegen Kölliker's

Behauptung, dass dies „ausnahmslos" der Fall sei, zu protestieren; denn am Kopfe zeichnen sich die Kaumuskeln durch ziemlich bedeutende Stärke [50 $\mu$], am Rumpfe wieder gewisse Muskeln, wie z. B. der M. intercostalis internus durch eine relative Zartheit [37 $\mu$] der Fasern aus.

Schwalbe und Mayeda kamen nun in ihrer schon mehrfach angeführten Arbeit in manchen und zwar in den hauptsächlichsten Punkten zu anderen, vielfach diametralen Resultaten, und ich will zunächst auf eine Fehlerquelle aufmerksam machen, mit welcher die genannten Autoren gearbeitet haben. Schwalbe und Mayeda untersuchten 63 Muskeln des menschlichen Körpers, aber sie entnahmen sie verschiedenen Leichen. Damit ist der Grund für die ärgsten Täuschungen gegeben. Dieselben Autoren weisen in einem anderen Absatze der nämlichen Arbeit darauf hin, dass die Ernährung eine so hervorragende Rolle in Bezug auf die Kaliberverhältnisse spielt, und trotzdem übergehen sie diesen Faktor einfach damit, dass sie angeben, nur solche Muskeln gewählt zu haben, welche mikroskopisch keine Anzeichen von Atrophie boten. Als ob es nicht auch ausserhalb der Atrophie gewaltige Unterschiede in den Muskeln von verschiedenen Leichen geben würde. Eine Untersuchung der einzelnen Muskeln des menschlichen Körpers und ihre Vergleichung untereinander kann nur dann zu einem brauchbaren Resultate führen, wenn die Muskeln demselben Individuum entnommen wurden. Als auffallendstes Beispiel für den Grad der Täuschung, den eine derartige kombinierte Untersuchung liefern kann, möchte ich auf die Messung des M. gluteus maximus aufmerksam machen und auf die schwerwiegenden Schlüsse, die Schwalbe und Mayeda aus diesem Resultate ziehen. Nach dieser Messung beträgt der Durchmesser der Fasern des genannten Muskels im Mittel nur 38 $\mu$ und figuriert daher in der Reihenfolge nach den Kehlkopfmuskeln. Allerdings geben die Autoren zu, dass dieser Gluteus einem schlechtgenährten

Individuum entstamme. Aus meinen früher angeführten Messungen ergiebt sich aber, dass der M. gluteus maximus bei einem gesunden Menschen bedeutend dickere Fasern besitzt und zwar typische mit 87,5 $\mu$, atypische mit selbst 100 $\mu$ breiten Durchmessern, so dass gerade der M. gluteus maximus die dicksten Fasern der von mir untersuchten Muskeln aufweist.

Sehen wir aber weiter, wie Schwalbe und Mayeda das von ihnen gefundene Kalibermass des M. gluteus maximus deuten. Es handelt sich um die Frage, ob die Grösse des Muskels Einfluss auf die Dicke der Fasern habe. Aus dem Befunde am Gluteus folgern sie natürlich, dass dies unmöglich ist, nachdem ein so dicker Muskel relativ so dünne Fasern aufweist. Ein weiteres Argument für dieselbe Behauptung erblicken sie in dem Verhalten der Kehlkopfmuskeln und des M. pyramidalis. Auch diese Beispiele jedoch können bei näherer Betrachtung nicht zu dem von den Autoren gewollten Schlusse führen. Ich habe zwar die Kehlkopfmuskulatur nicht ebenso systematisch untersucht, doch das eine ist sicher, dass die meisten Kehlkopfmuskeln verhältnismässig ziemlich dicke Muskeln sind, viel dicker jedenfalls als die geraden Augenmuskeln; es ist also durchaus berechtigt, dass sie auch dickere Fasern besitzen, als diese.

Noch weniger zutreffend ist das Beispiel des M. pyramidalis, dessen Fasern nach Schwalbe und Mayeda auffallend dick sind (54,5 $\mu$). Doch darf man nicht übersehen, dass die Gesamtdicke dieses Muskels, wie aller rudimentärer Muskeln in so mannigfacher Weise wechselt, dass an eine Norm seiner Fasern gar nicht zu denken ist. Dafür giebt z. B. auch die von mir gefundene auffallende Dicke ein Beispiel, welche die Fasern des M. palmaris brevis in einem Falle besitzen, wo dieser Muskel zufällig sehr kräftig entwickelt war (50 $\mu$). Es lässt sich also aus derartigen Befunden viel eher der entgegengesetzte Schluss ziehen, indem sie darauf hindeuten, dass die rudimentären

Muskeln dann, wenn sie gut entwickelt, also dick sind, grössere, wenn sie schlecht entwickelt und zart sind, kleinere Fasernkaliber besitzen. Es würden also auch in diesem Falle dem dicken Muskel dicke, dem dünneren auch dünnere Fasern entsprechen.

Die letzte Angabe endlich, dass die Fasern des M. tensor tympani zwischen 8 und 24 $\mu$ schwanken, ist durchaus nicht beweisend. Denn wenn wir selbst den Fehler, dass diese Messungen wieder an ganz anderen Individuen gemacht wurden, als für diesen Muskel von wahrscheinlich geringerem Belange unberücksichtigt lassen wollen, so ist der Spielraum zwischen 8 und 24 $\mu$ doch so gross, dass man jede Deutung hinein legen kann.

Es ist also demnach Schwalbe und Mayeda nicht gelungen, stichhältige Gründe für ihre Behauptung, dass die Dicke der Muskeln keinen Einfluss auf die Kaliberverhältnisse der Fasern haben, zu erbringen, denn es beruhen ihre Schlüsse, wie ich nachzuweisen trachtete, auf irrigen Prämissen.

Zu gleicher Zeit bestreiten aber Schwalbe und Mayeda auch den Einfluss der Funktion und zwar in zweierlei Richtung. Erstens meinen sie, müssten die Augenmuskeln, welche in der Zeiteinheit so oft in Anspruch genommen werden, höhere Kaliber ihrer Fasern aufweisen, als dies thatsächlich der Fall ist.

Die Notwendigkeit dieser Forderung ist aber durchaus nicht ohne weiteres einzusehen.

Es sei mir hier gestattet auf den Begriff der Funktion, wie er für den Querschnitt in Betracht kommt, näher einzugehen. Das weitaus wichtigste Moment ist natürlich die absolute Kraft des Muskels. Derjenige Muskel hat eine grössere Funktion, der einen grösseren Widerstand zu bewältigen, ein grösseres Gewicht zu heben hat. Es wird demgemäss auch von einer Erhöhung des Gewichtes eine accommodative Vergrösserung des Querschnittes, also eine Erhöhung der Kraft zu erwarten sein.

In der That sehen wir ja auch, dass die Turner ihre Muskeln vornehmlich dadurch stärken, dass sie durch Erhöhung des Gewichtes die Funktion zu steigern trachten, sei es nun, dass dies direkt durch eine Belastung z. B. mit Hanteln geschieht, sei es aber, dass sie durch gewisse Übungen den einzelnen Muskeln einen grösseren Teil des Körpers zu tragen geben, als diesen eigentlich entspricht.

In zweiter Linie mögen noch andere Momente in Betracht kommen, deren Einfluss auf die Dicke der Muskeln aber noch nicht genügend erforscht ist. Dies ist vor allem die Geschwindigkeit, mit der ein Muskel eine gewisse Last zu heben vermag, denn wir müssen offenbar den Muskel für den stärkeren halten, der dasselbe Gewicht rascher zu heben imstande ist, und dann die Länge der Zeit, durch welche ein Muskel ein Gewicht zu halten vermag, indem wir auch hier dem Muskel die grössere Kraft zusprechen müssen, der das gleiche Gewicht länger zu tragen imstande ist, als ein zweiter. Diesen beiden Momenten dürfte ein Einfluss auf die Dicke der Muskeln wohl zukommen.

Nicht so einleuchtend ist aber die Behauptung Schwalbe's und Mayeda's, dass der Querschnitt von dem Umstande alteriert werden müsste, ob ein Muskel sich oft oder selten kontrahiert. Der Muskel erholt sich in der freien Pause und hat dann nur wieder das ganz gleiche Gewicht zu heben. Es ist also gar nicht einzusehen, warum ein verschiedenes Verhalten des Querschnittes zu erwarten wäre.

Dann verweisen aber Schwalbe und Mayeda wieder auf die Kehlkopfmuskeln, welche „wohl nicht viel grössere Kraftleistungen zu vollziehen haben, wie die Augenmuskeln", und trotzdem dickere Fasern besitzen.

Wie ich schon früher sagte, sind die Kehlkopfmuskeln viel dicker als die geraden Augenmuskeln. Das sicherste Merkmal für die Stärke eines Muskels, und nachdem die Stärke der Funktion entspricht, auch das beste Kriterium für den Grad

seiner Funktion ist aber zweifellos der physiologische Querschnitt, respektive, wenn wir uns der Bequemlichkeit halber wieder mit einiger Ungenauigkeit zu sprechen erlauben dürfen, seine Gesamtdicke. Es müssen also auch zweifellos die dickeren Kehlkopfmuskeln eine grössere Arbeit zu leisten haben, als die dünneren Augenmuskeln.

Man braucht hierbei nur an die ungemein leichte Beweglichkeit des Bulbus einerseits zu denken, andererseits aber an die grossen Widerstände, welche die Weichteile der Bewegung des Kehlkopfes entgegensetzen.

Es entsprechen demnach auch beim Kehlkopf den stärkeren Muskeln die dickeren Fasern, und es resultiert also gerade aus diesem Beispiele das Gegenteil dessen, was Schwalbe und Mayeda zu beweisen suchten.

Nachdem diese einen Zusammenhang des Fasernkalibers mit der Funktion des Muskels leugnen, suchten sie nach einer anderen Deutung dieser regelmässigen Verhältnisse und erklären die Verschiedenheit der Kaliber aus dem verschiedenen Wachstume der einzelnen Abschnitte des Körpers. Sie meinen nämlich, dass die Kaliber proportional mit dem allgemeinen Wachstume des betreffenden Körperteiles zunehmen, und finden eine Bestätigung darin, dass die Muskelfasern der unteren Extremität, welche ein stärkeres postembryonales Wachstum hat, als die obere, auch in der That dicker sind, als die Muskelfasern der oberen Extremität und dass diese letzteren wieder dicker sind, als die Fasern des Kopfes, welcher nach der Geburt weniger wächst, als die Extremitäten.

Darüber ist nun Folgendes zu bemerken. Die Beobachtung Schwalbe's und Mayeda's, dass die Muskeln je nach dem postembryonalen Wachstume des betreffenden Körperabschnittes dicker werden, ist vollkommen richtig, nicht aber die Deutung. Denn diese Verhältnisse sind gerade wieder ein Beweis für den Einfluss der Funktion, wie ich sofort erklären will.

Das Wachstum eines bestimmten Teiles — nehmen wir z. B. eine Extremität — hat doch einen direkten Einfluss nur auf das Längenwachstum des Muskels, auf seine Dicke aber erst sekundär dadurch, dass seine Arbeit gesteigert wird, denn durch das Wachstum wird das Gewicht der Extremität und ihrer Teile erhöht, und dann muss natürlich der Muskel sich accommodieren, und es wird die dem höheren Gewichte der zu bewegenden Masse entsprechende Zunahme in der Dicke des Muskels eintreten. Diese Veränderungen sind also auf rein funktionellem Wege entstanden und haben mit dem Wachstum als solchem direkt gar nichts zu thun. Wenn der Muskel nicht funktionieren müsste, dann würde er wohl unter dem direkten Einflusse des Wachstumes länger, aber nicht dicker werden.

Wir finden eine Bestätigung dafür auch in den Verhältnissen der Muskeln des Neugeborenen. Denn, wenn das Wachstum an und für sich die Dicke beeinflussen könnte, so müssten ja, da der Kopf beim Fötus viel stärker wächst, als der übrige Körper, die Kopfmuskeln z. B. die geraden Augenmuskeln beim Embryo und Neugeborenen viel dicker werden, als die übrigen Muskeln, was aber nicht der Fall ist. Es wäre auch, wenn die Theorie von Schwalbe und Mayeda haltbar wäre, absolut nicht zu verstehen, warum die Muskeln derselben Extremität so verschiedene Kaliber aufweisen, warum z. B. der M. palmaris longus so dünne Fasern hat, wie Schwalbe und Mayeda selbst angeben, nachdem er doch genau so mit der Extremität wächst, wie z. B. der M. flexor digitorum communis sublimis mit seinen viel dickeren Fasern.

Auch den Umstand, dass manche Extensoren dünnere Fasern besitzen, als die entsprechenden Flexoren, was in der That zutrifft und auch in den Wägungen Theile's zum Ausdruck kommt, wollen die beiden Autoren nach ihrer Theorie erklären und nehmen an, dass dies auf der bekannten charakteristischen Beuge-Stellung der Extremitäten in utero beruhe.

Sie sagen darüber folgendes: „Es wird also bis zur Geburt der Biceps kürzer, der Triceps länger sein, als in der späteren Streckstellung der Extremität und eine ähnliche Betrachtung gilt für Gastrocnemius und Tibialis anticus. Die genannten Streckmuskeln sind infolge dieser fötalen Verhältnisse zur Zeit der Geburt schon relativ gross, die Beugemuskeln noch relativ klein, woraus dann folgt, dass letztere von der Geburt an einen grösseren Wachstumskoeffizienten besitzen müssen.“ . In ähnlicher Weise suchen die beiden Autoren auch für die übrigen Muskeln der Extremitäten die Erklärung zu geben und erblicken auch einen Beweis für die Richtigkeit ihrer Theorie in dem Umstande, dass die von Theile berechneten Wachstumskoeffizienten der betreffenden Flexoren in der That grösser sind, als die der Extensoren.

Doch ist dieser letztere Umstand für ihre Ansicht absolut nicht beweisend. Dass die relative Länge oder Kürze eines Muskels beim Embryo auf den Wachstumskoeffizienten von Einfluss ist, darüber kann kein Zweifel herrschen, da ja dieser ein Produkt von Dicken- und Längenwachstum ist. Das Längenwachstum mag nun durch solche embryonale Lageverhältnisse beeinflusst werden und nach ihm auch der Wachstumskoeffizient sich formulieren. Dass aber die Länge oder Kürze eines Muskels im Embryo auf die spätere Dicke des Muskels bestimmend einwirken soll, das ist eine Behauptung, die durch nichts gerechtfertigt ist.

Dass die Theorie aber hinfällig ist, dafür spricht schon das Verhalten des Gastrocnemius und Tibialis anticus, welches von Schwalbe und Mayeda merkwürdigerweise als beweisend angeführt wird, in Wirklichkeit aber ihre Ansicht vollkommen widerlegt. Der Fuss findet sich beim Neugeborenen stark dorsalflektiert.

Bei jungen Embryonen steht er allerdings in ausgesprochener Spitzfussstellung, bei der reifen, ausgetragenen Frucht jedoch

sehen wir ihn in der weitaus überwiegenden Mehrzahl — ich stütze mich hierbei einerseits auf die reiche Sammlung des Wiener anatomischen Museums, andrerseits auf die Erfahrung der Vorstände der geburtshilflichen Kliniken in Wien, der Herren Professoren Chrobak und Schauta — in einer exquisiten Dorsalflexion.

Es ist demnach der M. tibialis anticus der kürzere, der M. gastrocnemius der längere in diesem Stadium. Dementsprechend müsse der Tibialis ein stärkeres, der Gastrocnemius ein geringeres postembryonales Wachstum haben und infolgedessen auch nach der Ansicht Schwalbe's und Mayeda's der Tibialis die dickeren Fasern bekommen, der Gastrocnemius die dünneren. Wie sich aber aus ihren eigenen Messungen, ebenso wie aus meinen ergiebt, ist das Umgekehrte der Fall.

Ich untersuchte ferner zur Prüfung der Richtigkeit der erwähnten Theorie die Muskeln des Hüftgelenkes, den M. psoas und die drei Glutei [Sublimat — Pikrinsäure — Alkohol] und erhielt folgende Werte für den Faserndurchmesser:

| | |
|---|---|
| M. gluteus maximus | 45 $\mu$ |
| M. gluteus medius | 35 $\mu$ |
| M. gluteus minimus | 30 $\mu$ |
| M. psoas | 32,5 $\mu$ |

Es müsste also auch hier, nach Schwalbe und Mayeda, da sich das Hüftgelenk zur Zeit der Geburt in Beugestellung befindet, der Psoas als der am meisten verkürzte Muskel die dicksten, die Glutei aber dünnere Fasern besitzen, was aber durchaus nicht zutrifft; vielmehr scheinen auch hier wieder die Kaliber der Fasern nach der Stärke der Muskeln geordnet zu sein.

Es ist demnach die Theorie von Schwalbe und Mayeda nicht haltbar. In der That liegen ja die Dinge viel einfacher. Es ist doch nicht zu leugnen, und die Betrachtung der Leistungen der oberen Extremität erklärt dies auf den ersten Blick, dass hier den Beugern bedeutend höhere Arbeiten schon bei den gewöhn-

lichsten Funktionen zugemutet werden, dass die Strecker bei weitem nicht die Lasten zu heben haben, wie die Beuger. Ich halte es für unnötig, dies durch Beispiele zu illustrieren.

Mit der höheren Funktion, die also den Beugern ohne Zweifel zukommt, lassen sich die höheren Kaliber zwanglos und einfach erklären.

Dass trotz der zweifellos grösseren Arbeit der Fingerbeuger der M. flexor digit. comm. subl. keine dickeren Fasern hat, als der M. extensor dig. comm. — Schwalbe und Mayeda erblicken darin ebenfalls eine Stütze ihrer Annahme, „da die Handfläche beim Fötus nur wenig gegen die Volarseite des Unterarms flektiert ist," so dass beide Muskeln nahezu gleich lang sind — ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, dass dem einen Strecker zwei Beuger, die Mm. flex. dig. comm. sublimis und profundus gegenüberstehen, dass also hier die grössere Arbeit durch die Mitwirkung eines zweiten Muskels kompensiert wird, so dass es nicht zu einer besonderen Entfaltung des einen Muskels kommen musste. Das ist die natürlichste Erklärung, und es ist auch kaum eine andere Deutung zulässig.

## IV.

Ich will nun schliesslich noch das Verhältnis der Muskelfasernkaliber zum Dickenwachstum des Gesamtmuskels kurz besprechen.

Es ist ein alter Streit in der Litteratur, ob es im postembryonalen Leben eine Neubildung von Muselfasern giebt, oder nicht. Während die Einen dies annehmen, behaupten die Andern, dass ein Dickenwachstum der Muskeln im extrauterinen Leben nur dadurch sich vollzieht, dass die einzelnen Muskelfasern dicker werden, und durch die Summierung der ganze Querschnitt wächst. Als hauptsächlichste Beweise wurden von beiden Seiten Zählungen angeführt. Für eine Vermehrung der Fasern tritt auf Grundlage seiner Zählungen vornehmlich

Budge[1]) ein, der seine Untersuchungen an Fröschen ausführte, welche aber, wie Riedel[2]) zeigte, durch die jährlich sich einstellende Neubildung der Muskelfasern nicht für derartige Zählungsversuche geeignet sind und leicht Täuschungen ergeben. Für ein blosses Dickenwachstum und keine Neubildung von Muskelfasern im postembryonalen Leben sprechen viele Zählungen, welche zuerst an Neugeborenen, dann am erwachsenen Tiere, respektive Menschen ausgeführt wurden und welche in den Abhandlungen von Deiters[3]), Hepp[4]), Aeby[5]), Kunkel[6]), Riedel[7]) u. A. sich beschrieben finden. Es zeigt sich in allen diesen Zählungen, dass, von individuellen Schwankungen natürlich abgesehen, beim erwachsenen Individuum keine grössere Anzahl von Fasern vorhanden ist, als beim Neugeborenen.

Ausser diesen Zählungen spielen aber in dieser Frage eine bedeutende Rolle die Margo-Paneth'schen Sarkoplasten und die Kölliker'schen Muskelspindeln, indem beide Gebilde von den betreffenden Autoren als Organe für die Neubildung von Muskelfasern gedeutet wurden. Was die Sarkoplasten betrifft, so schränkt Paneth[8]) diese ihnen ursprünglich von Margo[9]) gegebene Bedeutung schon selbst dahin ein, dass sie nur eine Neubildung im Embryo und im wachsenden Tiere verursachen. Übrigens wird jetzt nach den Arbeiten von

---

[1]) Budge, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre Bd. VI.
„ Zeitschrift f. rat. Mediz. Bd. IX und XI.
„ Archiv f. phys. Heilkunde. N. F. Bd. II.

[2]) Riedel, Untersuchungen aus dem anat. Inst. zu Rostock 1874.

[3]) Deiters, De incremento musc. observ. Diss. inaug. Bonn 1856.

[4]) Hepp, Die pathol. Veränderungen der Muskelf. Zürich 1853.

[5]) Aeby, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. IX.

[6]) Kunkel, Festschrift für A. v. Kölliker. Leipzig 1886.

[7]) Riedel, Untersuchungen aus d. anat. Inst. zu Rostock 1873.

[8]) Paneth, Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. 91. 1885.

[9]) Margo, Sitzungsber. Bd. 36 u. 39. — Denkschr. d. Wiener Akad. d. Wiss. Bd. XX.

Mayer[1]), Barfurth[2]), Kowalevski[3]), Schaffer[4]) u. A. allgemein angenommen, dass es sich dabei viel eher um Zerfallsprodukte von resorbierten Muskeln handelt, und ist infolgedessen auch der Name Sarkoplasten der Bezeichnung Sarkolyten ziemlich gewichen.

Die Muskelspindeln spielen bis jetzt noch immer eine sehr zweideutige Rolle. Die Theorien von Kölliker[5]) (Muskelfasern, die in Teilung begriffen sind), Ranvier[6])-Kerschner[7]) (sensible Endorgane), Babinski[8]) etc. (Degenerationsstadien von Muskelfasern) und Golgi[9]) (Beziehung zum Lymphgefässsystem) stehen einander scharf gegenüber und jede findet immer wieder frische Verteidiger. Jedenfalls ist es nach alle dem noch sehr zweifelhaft, ob sie in der That eine Neubildung von Muskelfasern zu bedeuten haben.

Die Resultate der früher citierten Zählungen, die negative Rolle der Sarkoplasten, die mindestens zweifelhafte Bedeutung der Muskelspindeln — das sind Faktoren, welche den Zweifel berechtigen, ob es überhaupt eine Neubildung von Muskelfasern im postembryonalen Leben giebt.

Meine Untersuchungen sprechen theoretisch ebenfalls gegen eine derartige Annahme. Die Momente, unter deren Einwirkung es zum Dickenwachstum der Muskeln kommt, sind hauptsächlich in der Ernährung und in der Funktion gelegen. Der Einfluss der ersteren kommt deutlich an zwei verschieden kräftigen Individuen zum Ausdruck, der Einfluss

---

1) Mayer, Anatom. Anzeiger 1886.
2) Barfurth, Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIX.
3) Kowalevski, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.
4) Schaffer, Anat. Anzeiger, Ergänzungsheft 1892.
5) Kölliker, Zeitschrift f. wiss. Zoologie Bd. XII. 1863. p. 161.
6) Ranvier, Leçons sur le syst. nerv. 1878. p. 313.
7) Kerschner, Anat. Anz. 3. Jahrg. p. 126. 1888.
8) Babinski, Tagebl. p. 50. Vers. deutsch. Naturf. u. Ärzte 1876.
9) Golgi, Archivio per le scienze med., Vol. V, Nr. 11, 1881.

der Funktion kann sehr gut an den verschiedenen Muskeln desselben Individuums studiert werden. Die vergleichenden Messungen, welche ich früher angegeben habe, geben für beide Fälle eine sehr befriedigende Erklärung.

Wir haben einerseits gesehen, dass die schlecht entwickelten Muskeln eines schwachen Menschen aus bedeutend dünneren (ca. $^2/_3$—3 mal dünneren) Fasern zusammengesetzt waren, als die kräftig entwickelten Muskeln eines Menschen, der in voller Gesundheit hingerichtet wurde. Den schwachen Muskeln entsprachen dünne, den starken dicke Fasern.

Wir haben anderseits den Beweis geführt, dass die infolge ihrer stärkeren Arbeit kräftig gebauten Muskeln dicke Fasern besitzen, die wenig leistenden und daher zarten Muskeln in demselben Individuum aber aus zarten Fasern bestehen. Es entsprachen wieder den starken Muskeln dicke, den dünnen wieder dünne Fasern.

Wir sahen also in beiden Fällen, dass die Dicke der Muskeln immer ganz parallel geht mit der Dicke der einzelnen Fasern, ja wir müssen notgedrungen sagen, dass die erstere in grösster Abhängigkeit steht von der letzteren.

Die Muskeln zeigen aber die kolossalen Differenzen in ihrem Dickenwachstum erst im extrauterinen Leben. Nun habe ich früher nachgewiesen, dass beim Neugeborenen alle Muskeln fast vollkommen gleich dicke Fasern besitzen, und dass erst in der späteren Entwickelung diese mit sehr verschiedener Wachstumsenergie an Dicke zunehmen. Es lässt sich nun ausnahmslos konstatieren, dass diese beiden Prozesse — Dickenwachstum des Muskels und Dickenwachstum der Fasern — ganz parallel gehen, das heisst, dass in denjenigen Muskeln, welche eine grössere Gesamtdicke erreicht haben, ebenfalls die Fasern dicker geworden sind, und umgekehrt, dass in den zarten Muskeln auch die Fasern in der Dicke zurückgeblieben sind.

Das lässt sich nur mit der Annahme erklären, dass die verschiedene Dicke der Muskeln bedingt ist durch ein verschiedenes Dickenwachstum der Fasern, dass also die Dicke der Muskeln von dem Wachstum der Fasern abhängig ist.

Denn würde die grössere Dicke eines Muskels bedingt sein durch eine Vermehrung seiner Fasern, so wären die bedeutenden Dickendifferenzen in den letzteren gar nicht zu verstehen, und man könnte keine Erklärung dafür geben, warum in so gesetzmässiger Weise immer die dicken Muskeln aus dicken, die dünnen aus zarten Fasern zusammengesetzt sind, zumal ja, wie ich schon früher nachzuweisen trachtete, es für die Kraft des Muskels ganz gleichgültig ist, ob er aus vielen dünnen, oder aus entsprechend weniger, aber dickeren Faser gebildet wird. Dass die kräftigen Muskeln durchgehends dickere Fasern besitzen, als die schwachen, hat eben seine Ursache nicht, wie man anzunehmen geneigt sein könnte, darin, dass sie von Natur aus schon aus dickeren Fasern gebaut sind, denn im Embryo giebt es diese Unterschiede nicht, sondern es wachsen die ursprünglich gleich gebauten Muskelfasern bei diesen unter dem Einflusse von Ernährung und Funktion viel stärker in die Dicke, um dadurch die nötige Vergrösserung der Muskelsubstanz zu erzeugen.

Es kommt noch ein Argument hinzu, das wesentlich für die Annahme spricht. Wenn die Vergrösserung des Gesamtmuskelquerschnittes wirklich von der Dicke der Muskelfasern abhängt, so muss, wie auch schon Kölliker[1]) gelegentlich andeutete, der Querschnitt des Muskels proportional mit dem Querschnitt seiner Fasern wachsen. Ich habe nun eine derartige Untersuchung vorgenommen und für den Vergleich den geraden Augenmuskel gewählt, der wegen seiner geringen Dimensionen und der gleichmässigen Anordnung

[1]) Kölliker, Gewebelehre des Menschen II. 1850.

seiner Fasern zu diesem Zwecke am geeignetsten ist. Ich mass die Querschnittsdurchmesser an den für die mikroskopische Untersuchung hergerichteten Schnitten und bekam folgende Ergebnisse:

| Muskel vom | Gesamtdicke | Dicke der Fasern |
|---|---|---|
| 6monatl. Embryo | 1 mm | 5 $\mu$ |
| Neugeborenen | 1,5 mm | 7,5 $\mu$ |
| Justifizierten | 3,6 mm | 17,5 $\mu$ |
| schwächl. Indiv. | 2,5 mm | 12,5 $\mu$ |

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, wie die Muskeln vom Embryo an bis zu ihrer höchsten Ausbildung mit beinahe mathematischer Genauigkeit direkt proportional mit der Dickenzunahme ihrer Fasern wachsen, indem der Querschnitt des ganzen Muskels in dem Verhältnisse von 1 : 1,5 : 2,5 : 3,6 zunimmt, während wir zu gleicher Zeit ein Dickenwachstum der Fasern nach der Proportion 5 : 7,5 : 12,5 : 17,5, also in genau demselben Verhältnisse beobachten. Diese Thatsache ist von so zwingender Beweiskraft, dass den blossen Zahlen eigentlich nichts mehr hinzugefügt zu werden braucht.

Es kann nach dem bisher Gesagten gar kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass das Dickenwachstum der Muskeln in ganz hervorragender Weise von dem ihrer Fasern abhängig ist, und dass alle anderen Faktoren, selbst wenn solche wirklich in Betracht kommen sollten, wofür aber bis jetzt kein halbwegs annehmbarer Beweis erbracht ist, nur eine ganz minimale Bedeutung besitzen können. Denn die Kaliberzunahme der Fasern reicht allein vollkommen aus, um das Dickenwachstum des Gesamtmuskels herzustellen, so dass dieses — um reserviert zu sprechen — mindestens zum weitaus

überwiegenden Hauptteile als ein Produkt der Dickenzunahme der Fasern selbst angesehen werden muss.

## Zusammenfassung.

1. Man muss die Fasern eines Muskels in Bezug auf ihre Kaliber in typische und atypische einteilen. Die typischen sind die an Zahl weitaus überwiegenden und besitzen ein gleiches, bestimmtes Kaliber. Die atypischen sind ohne Regel zwischen die ersteren eingestreut und sind bald dicker, bald dünner, als diese. Es kommen dadurch in einem und demselben Muskel Schwankungen des Querschnittsdurchmessers der einzelnen Fasern um das fünffache, beim Embryo sogar um das Siebenfache vor.

2. Es kommt bei vergleichenden Messungen der Muskelfasern von verschiedenen Individuen derselben oder anderer Spezies wesentlich darauf an, welche Muskeln man dem Vergleiche unterzieht, da hierdurch ganz verschiedene Resultate sich ergeben können. Man bekommt nämlich bei der vergleichenden Untersuchung dicker Muskeln viel bedeutendere Differenzen, als bei dünnen Muskeln.

3. Die Faserdicke identischer Muskeln schwankt bei verschiedenen Individuen nach dem Grade der Gesamternährung. Es wurden Unterschiede bis um das Dreifache beobachtet. Auch hier liegen die Differenzen bei den dünneren Muskeln in viel engeren Grenzen, als bei den dickeren.

4. Im Embryo zeigen die Fasern der einzelnen Muskeln desselben Körpers keine oder nur sehr geringe Dickenunterschiede. Die Muskelfasern werden vom 4. Embryonalmonate bis zur Geburt dicker und zwar wächst der Durchmesser in allen Muskeln ganz gleichmässig um das Doppelte. Von der Geburt an tritt aber ein sehr ungleichmässiges Dickenwachstum je nach der Funktionszunahme in den einzelnen Muskeln ein. Aus diesem Umstande ist zu erklären, dass die

Fasern in den verschiedenen Muskeln des Erwachsenen so bedeutende Unterschiede in der Dicke zeigen.

5. Als Grenzwerte für die Querschnittsdurchmesser ergaben sich 10 und 100 $\mu$.

6. Mit der Dicke der Fasern wächst auch der Gesamtmuskel. Mit dem ungleichmässigen Dickenwachstume der ersteren eng verbunden ist daher auch die verschiedene Dicke der einzelnen Muskeln. Diese nimmt ganz proportional mit der ersteren zu. Dies kann auch durch die direkte Messung und Vergleichung von Muskelquerschnitt und Muskelfaserquerschnitt nachgewiesen werden (am einfachsten an einem geraden Augenmuskel). Die Dickenzunahme von der Geburt an hängt also von dem Kaliberwachstum der Fasern ab und es lässt auch aus der Stärke der Kaliber auf das Dickenwachstum des Muskels schliessen.

7. Die Dicke des Muskels als solche aber hängt auch noch von der Grösse seiner Anlage im Embryo ab, denn wir sehen schon bei diesem die einzelnen Muskeln verschieden stark entwickelt. Doch scheint die Einrichtung so getroffen zu sein, dass die beim späteren Wachstum dicker werdenden Muskeln auch schon beim Embryo die dickeren sind, so dass das Verhältnis zwischen dicken und dünnen Muskeln, wie es sich beim Embryo findet, durch das spätere Wachstum nicht umgestürzt wird. Es ist daher im allgemeinen der Satz gestattet, dass beim Erwachsenen die dicken Muskeln dicke, die zarten dünne Fasern besitzen und ebenso die weitere Folgerung, dass, da ja die Dicke des Muskels seiner Kraft entspricht, die starken Muskeln aus dicken, die schwachen aus zarten Fasern gebildet werden.

8. Für das Dickenwachstum der Muskeln im postembryonalen Leben reicht die Dickenzunahme der Fasern vollkommen aus. Einer Neubildung von Fasern kann, selbst wenn eine solche vorkommen sollte, was aber bis jetzt noch durchaus nicht erwiesen ist, nur eine untergeordnete Bedeutung für das Dickenwachstum der Muskeln zukommen.

# Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—5. Querschnitte durch den M. rectus superior.
Fig. 1. Vom 5monatl. Embryo.
Fig. 2. „ Neugeborenen.
Fig. 3. „ schwächlichen Individuum.
Fig. 4. „ kräftigen Individuum.
Fig. 5. „ Kaninchen.
Fig. 6—10. Querschnitte durch den M. gluteus maximus.
Fig. 6. Vom 5monatl. Embryo.
Fig. 7. „ Neugeborenen.
Fig. 8. „ schwächlichen Individuum.
Fig. 9. „ kräftigen Individuum.
Fig. 10. „ Kaninchen.
Fig. 11. Querschnitt durch den M. frontalis, Stelle mit vielen atypischen Fasern. t = typische Kaliber, a = atypische Kaliber.
Fig. 12. Querschnitt durch den M. gastrocnemius. a = eigentümliche, auf pag. 282 beschriebene Bilder.
Sämtliche Bilder sind bei Hartnack, Object. 8, Ocul. 3 gezeichnet.

VI.

# EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNG

ÜBER DIE

# REGENERATION DER KEIMBLÄTTER

BEI DEN

# AMPHIBIEN

VON

**DIETRICH BARFURTH**

IN JURJEW (DORPAT).

*Hierzu Tafel XV bis XVIII.*

Bis vor wenigen Jahren beschäftigten sich alle Untersuchungen über Regeneration[1]) wesentlich mit der Wiederherstellung verloren gegangener, resp. operativ entfernter Organe oder Gewebe erwachsener Tiere, während frühere Entwickelungsstadien wenig oder gar nicht berücksichtigt wurden. Im letzten Decennium hat dann besonders Fraisse (40) auch die Larven von Amphibien zu Studien benutzt und dadurch neue wichtige Thatsachen, z. B. die Regenerationsfähigkeit der Chorda dorsalis bei den Larven der Anuren aufgedeckt. Ich selber wurde dann durch Studien über die Regeneration der Chorda bei den Urodelen veranlasst, noch weiter rückwärts zu gehen und das Verhalten noch in der Eihülle befindlicher Larven vom Axolotl zu prüfen. Es stellte sich heraus, dass bei diesen ebenfalls echtes Chordagewebe[2]) regeneriert wurde,

---

[1]) Wenn ich hier und im Folgenden von „Regeneration" schlechtweg spreche, so ist die „pathologische", im Gegensatz zur „physiologischen" gemeint. Über den Unterschied vergleiche man 3 a p. 113.

[2]) Weismann (37, p. 146, 147) gelangte durch theoretische Erwägungen zu der Ansicht, „dass die Chorda in früherer Zeit der phyletischen Entwickelung regenerationsfähig war und dass sie diese Fähigkeit erst sekundär verloren hat." Dieser Satz ist nach Fraisse's und meinen Befunden dahin einzuschränken, dass die Fähigkeit der Regeneration wenigstens für sehr junge Larven auch jetzt noch besteht, dass also ausser den unleugbaren phyletischen Einflüssen jedenfalls auch die von mir präcisierten ontogenetischen Verhältnisse massgebend sind. Im übrigen teile ich Weismann's Anschauungen über diesen Punkt durchaus. Sie gipfeln darin, dass die Regenerationsfähigkeit in vielen Fällen einer Rückbildung anheimfällt und dass diese sich am leichtesten erklären lässt durch die Annahme besonderer Regenerations-Determinanten, „welche verkümmern können, ohne dass ihr embryogenetischer Partner an dieser Rückbildung Teil zu nehmen braucht."

dass die Muskelregeneration bei denselben eigentümlich verläuft etc., und mit Berücksichtigung der Erfahrungen an älteren Larven und erwachsenen Tieren stellte ich deshalb den Satz auf, „dass Modus und Produkt der Regeneration von den jeweiligen Entwickelungsstadien abhängig sind“ (5a, p. 483).

Auf der anderen Seite schuf Roux der ganzen Regenerationslehre dadurch eine ungeahnte Erweiterung und Vertiefung, dass er das Ei der Amphibien und seine ersten Entwickelungsstufen zu einschlägigen Experimenten verwandte. Die Versuche führten ihn zur wichtigen Entdeckung der Postgeneration, veranlassten ihn zu einer scharfen Sonderung der direkten von der regenerativen Entwickelung und liessen ihn unterscheiden zwischen einem Modus der Regeneration durch Neubildung und einem andern durch Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen.

Durch die erwähnten Untersuchungen sind uns demnach wertvolle Aufschlüsse über das Verhalten der ersten Entwicklungsstadien und des zum Ausschlüpfen bereiten Embryo in Bezug auf Regeneration gegeben. Es fehlen aber noch Erfahrungen über die Zwischenstadien, nämlich die Keimblätter und ihre ersten Derivate, deren Regenerationspotenz und -modus theoretisch wichtig ist. Denn obgleich Roux bei seinen grundlegenden Defektversuchen am Amphibienei auch die Gastrula (29, p. 463) berücksichtigte, und Kastschenko (20, p. 456) und Rückert (32, p. 84) an Selachierembryonen ähnliche Experimente anstellte, so verfolgten alle drei doch wesentlich andere Zwecke. Deshalb beschloss ich zunächst die Frage der Keimblätter-Regeneration einer speziellen Bearbeitung zu unterziehen, obgleich ich mir die Schwierigkeit dieses Unternehmens nicht verhehlte. Ebensowenig verhehlte ich mir die Aussicht auf geringe Anerkennung dieser Bestrebungen von seiten vieler Fachgenossen. Gar mancher wird fragen: Wozu die Regeneration von Gebilden untersuchen, über deren

Entstehung und Homologien noch so viel Unklarheit besteht? Diese Kritiker verweise ich auf unsere Erfahrungen an der Zelle: Die Definition der Zelle lautet jetzt wesentlich anders, als vor zwanzig und wieder anders als vor sechs Jahren und sie wird wohl auch nach weiteren zehn Jahren von der heutigen bedenklich abweichen. Trotzdem haben gerade die Regenerationsstudien über das Wesen der Zelle und die Funktion ihrer Teile sehr viel Licht verbreitet.

Als Objekt für meine Studien wählte ich zunächst das leicht zugängliche und verhältnismässig leicht operierbare Amphibienei, die pièce de resistance für die armen Leute, denen ein längerer Aufenthalt an der See durch Beruf und andere Fesseln unmöglich gemacht wird. Zur Herstellung von Wunden und Defekten bediente ich mich nach dem Vorgange von Roux einer Nadel oder feinen Lancette, in der letzten Zeit besonders eines nach meiner Angabe konstruierten keilförmigen Messerchens von V förmigem Querschnitt. An die Möglichkeit, Defekte durch Hitze oder chemische Mittel zu erzeugen, habe ich wohl gedacht und habe auch dahingehende Versuche angestellt. Da aber die Erfolge wenig befriedigten, kehrte ich zuletzt stets zu der angegebenen Methode zurück.

Durch die Verletzung des Eies erfolgt aus letzterem ein Austritt von Dotter oder Zellen, und dieses Material liegt dann in Gestalt eines grösseren oder kleineren Knollens, den Roux „Extraovat" genannt hat (29, p. 436), dem Ei dicht an, bleibt auch in den meisten Fällen mit demselben verbunden. Die Extraovate haben für die Regeneration der Keimblätter grosse Bedeutung und werden uns späterhin noch viel beschäftigen.

Bei den Eiern von Rana fusca verwertete ich öfter die Pflüger'sche Zwangslage (23, II.) zur Herstellung orientierter Verletzungen; Eier von Triton taeniatus und Siredon pisciformis fasste ich einzeln fest zwischen Daumen und Zeigefinger und operierte sie unter der Loupe. Später fand ich eine ein-

fache Methode auch Axolotleier in Zwangslage zu bringen und mit grösserer Sicherheit zu behandeln. Ich nahm die Eier möglichst bald nach dem Ablaichen von den Wasserpflanzen, an die sie vom Weibchen angeklebt werden, und legte sie einzeln auf Filtrierpapier. Das letztere entzieht der schon gequollenen Gallerthülle Wasser und fixiert dadurch das Ei in der Hülle so, dass die Drehung später, auch wenn man nach ca. $1^1/_2$ Stunden die Eier mit dem Papier in flache Glasschalen unter Wasser bringt, fast gänzlich unmöglich wird.

Konserviert wurden die Eier im Anschluss an die Methoden von O. Hertwig, O. Schultze und Roux durch Einlegen in Wasser von 80° C. für einige Minuten; statt des Wassers habe ich mich öfter auch der auf 80° C. erhitzten Chromessigsäure (Flemming) bedient. Die Weiterbehandlung der mit Extraovaten behafteten Eier muss mit grosser Sorgfalt geschehen, weil sonst diese nur locker oder durch einen Stiel mit dem Ei verbundenen Bildungen gelöst werden und dadurch gerade das für die mikroksopische Untersuchung Wichtigste verloren geht. Bei den mit Chromessigsäure fixierten Eiern lässt sich durch Nachbehandlung mit destilliertem Wasser und leises Schütteln die Gallerthülle nach ca. 24 Stunden in der Regel leicht entfernen. In der letzten Zeit habe ich mich aber durchweg der Blochmann'schen Methode zur Beseitigung der Gallerthüllen bedient. Die in den Apotheken käufliche Eau de Javelle habe ich aufs Dreifache verdünnt und dann die Eier in dieses Reagens gebracht. Die Gallerthülle löst sich in demselben — auf dem Brütofen schneller als bei Zimmertemperatur — und man kann zuletzt durch vorsichtige Bewegung des Glases den ganzen Rest der Gallerte entfernen; beständige Überwachung ist freilich nötig. Man mag übrigens Methoden anwenden, welche man will — Verluste von wertvollen Präparaten wird man immer in grosser Menge haben, weil die Extraovate so leicht abfallen. Die weitere Behandlung der Objekte geschah nach der Methode von

O. Schultze (36): Durchfärben mit Borax-Carmin, Alkohol, Terpentin, Paraffin. Eier mit Extraovaten lassen sich nicht so leicht mikrotomieren, wie normale Eier, weil die Konsistenz von Ei und Extraovat nie ganz gleich ist. Zur Konservieruug der Objekte in den Hüllen empfehle ich folgende Methode: Abtöten in Wasser von 80° C. und Einlegen in eine Mischung von Alkohol (125,0), Glycerin (25,0) und Wasser (350,0), die ich schon früher für Froschlarven verwandt habe. Solche Objekte eignen sich vortrefflich zur makroskopischen Demonstration und zum Zeichnen mit der Loupe, sind aber zum Mikrotomieren nicht geeignet.

Ein genaues Orientieren der Eier zur Erzielung bestimmter Schnittrichtungen, wie es z. B. von Born (9, p. 489), O. Schultze (36) u. a. angewandt wurde, war für meine Zwecke sehr oft unzulässig, auch nicht erforderlich. Denn es musste mir darauf ankommen, die Verbindungsstelle des Extraovats mit dem Ei möglichst günstig, d. h. in der Regel parallel der beide verbindenden Längenachse zu treffen und vor dieser Rücksicht mussten alle andern schweigen. Liess sich dieser Zweck bei reinem Sagittal- oder Transversalschnitt erreichen, so habe ich diese Richtungen bevorzugt.

Eine mutmassliche Regeneration von Keimblättern lässt sich natürlich nur an solchen Eiern studieren, die im Gastrulastadium operiert wurden. Da aber das bei den Operationen in der Regel entstehende Extraovat für die Frage der Keimblätter-Regeneration von grösster Bedeutung ist und eine genaue Kenntnis seines Baues und Verhaltens nur möglich ist, wenn man seine Bildung auch bei tieferen Entwicklungsstufen (Morula, Blastula) verfolgt, so habe ich mich bei den Versuchen nicht auf die Gastrula beschränkt, sondern alle Stadien berücksichtigt.

Roux, dem wir die Einführung der Anstech- oder Verletzungsmethode des Eies in die Entwicklungsmechanik ver-

danken, hat die Folgeerscheinungen dieser Operationen schon in seinem ersten Beitrag zur Entwicklungsmechanik des Embryo sorgfältig beschrieben (29). Es wird sich herausstellen, dass ich seine Beobachtungen in allen wesentlichen Punkten nur bestätigen konnte und dass meine mikroskopischen Untersuchungen der Objekte für das von mir erstrebte Ziel nur ein Weiterbauen auf dem Fundament, das er geschaffen, darstellen.

Die nach der Verletzung am Ei, speziell der Gastrula, auf tretenden Reaktionen lassen sich im allgemeinen in drei Gruppen bringen, die ich im Folgenden der Einteilung des Stoffes zweckmässig zu Grunde legen kann. Die durch eine Operation erzeugte Kontinuitätstrennung der Eiwand kann nämlich zuerst im einfachsten Fall durch eine Wundheilung per primam intentionem (Roux) repariert werden. Bei schwereren Verletzungen kann zweitens die Bildung eines Extraovats erfolgen, welches dann durch Postgeneration organisiert zu werden vermag. Endlich kann auch ein Defekt entstehen, der in günstigen Fällen später verschlossen wird, in anderen Fällen bis zur vollen Ausbildung des Embryo sich erhält (Roux, 29, p. 463 ff.).

## I. Die Reparatur von Verletzungen durch einfachen Wundverschluss.

Ist der angelegte Schnitt scharf linear und trifft er nur die schon ausgebildeten Keimblätter, ohne das Dotterlager zu verletzen, so legen sich in der Regel die Wundränder durch Elasticität zusammen und verkleben so glatt, dass man schon nach wenigen Stunden keine Spur von Verletzung mehr sieht. Hier kommt also durch gute Coaptation der Wundränder (Roux, 29, p. 476), wie bei Gewebswunden eine Heilung per primam intentionem zu Stande. Die glückliche Vereinigung der Schnittränder wird offenbar durch den Umstand begünstigt, dass die Elasticität im

Ektoderm am grössten ist. Zieht man das Instrument aus der Wunde zurück, so sieht man, wie die Ektodermränder eines nicht zu grossen Schnittes sofort wieder zusammenklappen, so dass die tiefer liegende weisse Schicht, das Entoderm, gleich wieder verschwindet. Diese grössere Elasticität des Ektoderms hängt zusammen mit der schnelleren Entwicklung, der protoplasmatischen Natur seiner Zellen und dem festeren Zusammenschluss derselben durch Vereinigung möglichst grosser Flächen, die durch die prismatische Form der Elemente begünstigt wird. Die Zahl solcher spurlosen Verheilungen operierter Eier ist sehr gross; hat man eine Anzahl Eier in oben beschriebener Weise operiert, so findet man fast stets einzelne, bei denen der Austritt von Zellen minimal ist, bei denen weder Extraovat noch Defekt entsteht und die nach kurzer Zeit die Wunde heilten. Da hierbei eine eigentliche Regeneration nicht stattfindet, so theile ich nur zwei solcher Beobachtungen mit.

Nr. 14 (des Tagebuches), 2./5. 1892, $12^{00}$; Rana fusca, Gastrula, über den dorsalen Urmund angeschnitten. Von 16 Eiern zeigten nach 6 Stunden 2 keine Spur einer Verletzung.

Nr. 90, 15./12. 1892, $6^{00}$, Siredon pisciformis. 10 Gastrulae am dunklen Pol operiert. Extraovat gering. Bisher waren die Eier bei $12^{0}$ C. in einem kühlen Raum gehalten worden, wurden dann nach der Operation auf einen hohen Schrank in einem ermärmten Zimmer gestellt, wo die Temperatur $24^{0}$ C. betrug. Am 16./12. $7^{00}$ haben 9 Eier ohne Spur von Extraovat die Rückenwülste fast geschlossen, ein Embryo war monströs entwickelt. Von den normal entwickelten 9 Embryonen wurden 4 in einer Mischung von Chromessigräme und konz. Sublimatlösung āa konserviert und einer mikrotomiert. An den 270 Schnitten der Serie ist keine Spur einer Verletzung oder Narbe zu finden. Auch die Kontinuitätstrennung der Dotterhaut, die nach O. Schultze mit der innersten Hüllschicht fest verlöthet ist, war vollkommen durch Verschmelzung der Ränder repariert.

## II. Entstehung und Organisation des Extraovats; Postgeneration der Keimblätter; Intraovat.

Sind die angelegten Traumata nicht glatt und linear, sondern tragen sie mehr den Charakter einer Zerreissung, so erfolgt die Heilung nicht so einfach. Solche Zerreissungen finden wegen der Weichheit der Eiwand häufig statt, auch wenn ein glatter scharfer Schnitt beabsichtigt war. Ich habe sie aber in den meisten Fällen absichtlich erzeugt, um die Gastrulae zur Entfaltung ihrer regenerativen Potenz zu zwingen; zu demselben Zwecke stellte ich mit dem Keilmesser auch Excisionen her, durch welche kleine Lappen von mehr oder weniger keilförmiger Gestalt aus der Eiwand herausgeschnitten wurden.

Die Folgen solcher Verletzungen sind nun mehr oder weniger kompliziert, da sie nicht nur abhängig sind von der Art und Grösse der Wunde, sondern namentlich auch von der Stelle des Eies, die getroffen wurde und von der Art und Weise, wie das Instrument aus der Wunde und der Gallerthülle zurückgezogen wird. Erfolgt nämlich dieses Zurückziehen langsam und vorsichtig, so dass der Stichkanal rückwärts wieder passiert wird, so tritt auch das Material, welches das Extraovat bildet, langsamer und in kleinerem Volum aus, als wenn man dabei schnell und ohne Schonung verfährt. Die zahllosen Möglichkeiten und thatsächlich eintretenden Einzelfälle, die durch Kombination der oben charakterisierten Faktoren entstehen können, kann und will ich nicht verfolgen. Es genügt die typischen Fälle zu besprechen, die sich ergeben, wenn die Keimblätter allein oder ausser denselben auch das Dotterlager durch die Verletzung getroffen wurde.

Werden durch die Verwundung die Keimblätter allein ohne das Dotterlager betroffen, so sind die Reaktionen verhältnismässig einfach. Es bildet sich an der Wundstelle ein kleines Extraovat, welches lediglich aus losgerissenen Zellen

der Keimblätter besteht, der Gastrula als kleiner Höcker aufsitzt und durch einen breiten Stiel mit ihm kommuniziert. Hier ist der einfachste Fall für die Notwendigkeit einer Regeneration der Keimblätter gegeben, falls eine solche überhaupt möglich und in dem Plane der regenerativen Entwicklung vorgesehen ist. Die mikroskopische Untersuchung solcher Fälle in verschiedenen Zeiten nach der Verletzung zeigt nun, dass eine Regeneration in der That stattfindet. Die Entstehung des Extraovats dieser Art wird durch Figur 1, Tafel XV, vorgeführt. Über den Versuch berichtet das Tagebuch: „Nr. 46, Rana fusca, Gastrula, Urmund sehr klein, am 23./4. 1892, $11^{15}$ im untern Drittel über dem Urmund quer durchstochen". Es entstanden zwei kleine Extraovate am Ein- und Ausstich und das Ei wurde nach $7^1/_2$ Stunden konserviert. Der abgebildete Transversalschnitt hat das Centrum des einen Extraovats getroffen. Die drei Keimblätter (ect, mes, ent) sind deutlich, nach rechts vom Extraovat (extr), d. h. in der Mitte der dorsalen Wand sind die Keimblätter in eigentümlicher Weise ohne Spalt zusammengedrängt. Man könnte diese Partie, die sich in der Serie weiter verfolgen lässt, mit O. Schultze, Minot, A. Johnson und Erlanger[1]) als Primitivstreif deuten; da aber wegen des doppelten Extraovats Zellverschiebungen in der Eiwand unvermeidlich waren, so wird man gut thun, diese Deutung mit aller Reserve zu geben. Das Extraovat setzt sich zusammen aus Zellen aller drei Keimblätter; seine Verbindung mit dem Innern des Eies gleicht einer offenen Bruchpforte, durch die noch vor kurzer Zeit losgerissene Zellen der Eiwand in das Extraovat eintraten. Bei der Konservierung freilich, $7^1/_2$ Stunden nach der Verletzung, hörte der Zufluss von Zellen auf. Eine Organisation der Zellen im Extraovat, wie wir sie später treffen werden, hat hier nicht stattgefunden, was wohl

[1]) Born, Erste Entwickelungsvorgänge. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 1891, pag. 510.

in der Kleinheit der Extraovats seinen Grund hat. Dagegen fällt auf, dass diese Zellen des Ektoderms und — weniger deutlich — auch die der andern Keimblätter sich an der Basis des Extraovats direkt in die Wand desselben fortsetzen.

Dieselbe Beobachtung macht man an den übrigen Schnitten der Serie Das Ende dieses Prozesses sieht man an entsprechenden Objekten, die etwas später nach der Verletzung fixiert wurden. So zeigt sich bei einer Siredon-Gastrula, die 10 Std. nach der Operation konserviert wurde (Nr. 11), dass die Schichten der Eiwand sich kontinuirlich bis zum Gipfel des Extraovats erstrecken, so dass das letztere gewissermassen nur eine Ausstülpung des Eies ist. Dabei setzt sich ganz genau Ektoderm in Ektoderm, Mesoderm in Mesoderm und Entoderm in Entoderm fort; eine Vermischung der Keimblätter oder ein Uebergang des einen in das andere findet nicht statt. Beim weiteren Wachstum des Eies wird diese Kuppel durch Ausdehnung der Eiwand nivelliert und man sieht keine Spur des angelegten Traumas mehr.

Man wird nun hier die Frage aufwerfen: Was ist aber aus den isolierten, durcheinander gewürfelten Zellen des Extraovats geworden? Die Beantwortung dieser Frage will ich verschieben, bis ich zunächst noch weitere Beobachtungen mitgeteilt habe.

Grössere Extraovate bilden sich, wenn bei der Verletzung das Dotterlager mitgetroffen wurde, wie schon Roux bemerkte. Mit fortschreitender Ausbildung der Keimblätter nimmt die Spannung in der Eiwand zu; ich schliesse dieses erstens aus der Heftigkeit, mit welcher bei diesen Verletzungen Zellen- und Dottermaterial aus der Wundpforte hervorschiesst und zweitens aus der Thatsache, dass sich nach dem ersten Extraovat sehr bald in der Regel noch ein sekundäres und oft noch ein tertiäres bildet.

Für das angelegte Trauma haben diese Extraovate zunächst dieselbe Bedeutung wie der Schorf für eine Gewebswunde; sie bilden einen provisorischen Verschluss. Wenn durch den Substanzaustritt die Spannung der Eiwand so weit herabgesetzt ist, dass das Gleichgewicht zwischen dieser Spannung und dem Druck des Extraovats erreicht wurde, so kann ein weiterer Austritt von Eimaterial nicht erfolgen, und das Ei kann die bisher latente Fähigkeit zur Reparatur der Störung entfalten. Diese Fähigkeit ist nun so ausserordentlich, dass sie oft an's Metaphysische streift und der Teleologie reichen Stoff bietet. Es bethätigen sich in jedem besonderen Falle „seiner Besonderheit angepasste Mechanismen" (Roux 29c, p. 304, 305). Diese Anpassung kann nach Roux „nur durch zur Zeit noch unbekannte Korrelationen vermittelt werden, sei es nun, dass dieselben ausschliesslich oder vorwiegend beim Beginne der Re- und Postgeneration, bei der ersten Aktivierung von Idioplassonten oder auch noch in späteren Phasen der Bildung sich bethätigen" (p. 305). Ich werde auch hier aus der grossen Zahl der möglichen Fälle nur wenige typische herausgreifen und diese etwas eingehender besprechen. Der Bau einer normalen Gastrula lehrt ohne weiteres, dass die Verletzung entweder wieder im Bereich der schon ausgebildeten Keimblätter über der dorsalen Urmundlippe oder an der entgegengesetzten Seite des Eies, wo die Differenzierung der Keimblätter noch nicht eingetreten ist, erfolgen kann; in beiden Fällen wird nach unserer Voraussetzung der Dotterkörper mit verletzt. Streng genommen sollten Versuche über die Regeneration der Keimblätter nur die ersterwähnten Fälle berüchsichtigen; die Berechtigung aber, auch die andern für diese Untersuchung heranzuziehen, wird sich bald ergeben. Wir werden finden, dass die Regeneration (Postgeneration) der Keimblätter in den meisten Fällen gewissermassen auf dem Umwege über das Extraovat bewerkstelligt wird, dass deshalb im wesentlichen das Verhalten des Extra-

ovats, weniger aber Ort und Grösse der Verwundung in Betracht kommt.

Fällt die Verletzung in den Bereich der differenzierten Keimblätter und sind Wunde und Extraovat nicht zu gross, so schliessen sich die Wundränder wie bei linearen Verletzungen nach einiger Zeit, das Extraovat wird abgeschnürt und sehr häufig bei der physiologischen Drehung des Eies verlagert. Dass es dabei doch in Zusammenhang mit dem Ei bleibt, hat seinen Grund in dem Verhalten der Dottermembran. Diese liegt schon im Eierstock dem Ei dicht an und wird bei der Passage durch den Eileiter (bei Rana) zunächst durch die „innerste Hüllschicht" (O. Schultze, 36, p. 213) verstärkt, die der Dotterhaut fest aufliegt und z. B. selbst beim Herausschneiden des Eies aus der Gallerthülle mit ihr verbunden bleibt (O. Schultze, 36, p. 210). Auf diese folgt eine mittlere äusserst lockere Schicht, die viel Flüssigkeit enthält und zuletzt die äusserste breite Schicht. Für uns kommt hier zunächst nur die Dottermembran mit der innersten, dünnen aber festen Hüllschicht in Betracht. Beim Anstechen oder Anschneiden der Eier erfolgt natürlich zuerst eine Kontinuitätstrennung der sämtlichen Hüllen, inklusive Dotterhaut. Nun tritt das Extraovat aus dem verletzten Ei aus und bildet den Knollen, der sich bis in die mittlere Hülle erstreckt, wo er in der hier reichlich vorhandenen Flüssigkeit wenig Widerstand findet und Kugelform annimmt. Dass das Extraovat nicht ganz aus der Gallerthülle überhaupt austritt, wird in der Regel durch schnellen Zusammenschluss der äusseren Hülle verhindert; zuweilen freilich geschieht der Austritt doch und wird dann so reichlich, dass der Tod des Eies die Folge ist. In der mittleren Hülle wird das Extraovat zunächst wohl nur durch die eigene Kugelspannung zusammengehalten; sehr bald aber bildet sich um dasselbe eine Hülle, die ganz der Dottermembran entspricht, unter Umständen auch noch von der innersten Hüllschicht bedeckt ist.

Diese Hülle des Extraovats entsteht wohl teilweise dadurch, dass das austretende Eimaterial die Dotterhaut mit der anhaftenden Schicht der Gallerthülle ausdehnt und vor sich herschiebt, theilweise aber durch eigene Thätigkeit (Sekretion) der Extraovatzellen. Die Dottermembran selbst fasse ich mit O. Schultze (36, p. 189) als echte Dotterhaut, d. h. Zellmembran auf, und es ist verständlich, dass auch das Extraovat die Fähigkeit besitzt eine solche zu bilden. In etwas späteren Stadien haben dann Ei und Extraovat eine gemeinsame Hülle (Dotterhaut), die den Stiel des letzteren wie eine Cravatte umschnürt (Fig. 1, 2, 3, 4, 6, 7) wird der Stiel späterhin dünner und legen sich endlich die Wundränder ganz zusammen, so schliesst sich die Cravatte fester, und bei der Abschnürung des Extraovats haben Ei und Extraovat getrennte selbständige Hüllen, nämlich die Dottermembran; beide sind aber ausserdem von einer gemeinsamen lockeren Hülle, die ich für die Fasern der innersten Hüllschicht halte, umschlossen (Fig. 1—4, 6, 7).

Aus diesen Thatsachen erklären sich einige eigentümliche Erscheinungen am Extraovat. Nach der Abschnürung liegt es von seiner eigenen Hülle umschlossen frei in der Nähe des Eies, wird aber durch die gemeinsame Hülle am Ei festgehalten. Letztere ist aber so locker, dass eine allmähliche Verschiebung des Extraovats möglich ist, wie sie schon O. Schultze beobachtete (35, p. 10); und wenn das Ei späterhin die physiologische Drehung ausführt, so wird das Extraovat in der entgegengesetzten Richtung verlagert; Ei sowohl wie Extraovat folgen dabei lediglich der Schwere (Figur 3, 12c). Während also die Extraovate in solchem Falle immerhin noch mit dem Ei verbunden sind, liegen sie keineswegs mehr am Ort ihrer Entstehung; wird nach der Konservierung die Eihülle entfernt, so geht natürlich das Extraovat mit. Abgeschnürte Extraovate dieser Art bleiben kürzere oder längere Zeit lebendig, gehen aber schliesslich alle ohne selbständige Entwickelung zu

Grunde. Ich habe auch grössere Extraovate mit dünnerem Stiel künstlich durch vorsichtiges Kneipen mit einer feinen Pincette vom Ei abgedrängt, um sie selbständig zu machen und die postgenerative Kraft in ihnen zu wecken; es trat aber keine Weiterentwickelung ein.

Wie aber geschieht in solchem Falle die Wiedervereinigung der Wundränder im Ei selber? Der Verschluss erfolgt auch hier trotz der unregelmässigen Ränder vorzugsweise durch die Elasticität der Eiwand, jedoch kommt hierbei auch eine aktive Zellwucherung, also eine Regeneration durch Neubildung von Zellen, wie bei der gewöhnlichen Gewebsregeneration, vor. Diese ist ohne Zweifel am stärksten beim Ektoderm. Da wo die Verwachsung der Wundränder stattfand, sieht man häufig einen Wulst, dessen Zellen durch stärkere Pigmentierung, Kleinheit und direkten Zusammenhang mit dem äusseren Keimblatt ihre ektodermale Herkunft beweisen. Mitosen sehe ich freilich nicht häufig und nur bei starken Vergrösserungen; ich schreibe das der Art der Konservierung zu, denn die angewandte Methode (Abtötung in Chromessigsäure von 80° C. bei diesen Präparaten) ist sehr günstig zur Erhaltung der Topographie, auf die es ja hauptsächlich ankommt, aber weniger gut zur Fixierung der Mitosen.

Wird bei der Operation der noch nicht gastrulierte Teil des Eies (ventral) verletzt und ist die Einstichöffnung nicht zu klein, so entsteht ein grösseres Extraovat, weil hier die noch wenig elastische Eiwand dem Austritt der Zellen aus dem verletzten Dotterkörper wenig Hindernisse bereitet. Auch diese Extraovate können abgeschnürt werden und zu Grunde gehen, sie können aber unter günstigen Umständen auch längere Zeit mit dem Embryo in Verbindung bleiben und durch Postgeneration organisiert werden. Ich berichte kurz über ein solches Präparat. „No. 4. Rana fusca, Gastrula, Urmund schon klein. 21/4. $9^{30}$ (abends) 14 Eier am dunkeln Pol angestochen, davon

4 oben quer durchstochen. Am 22/4. $10^{45}$ fand sich bei allen ein grosses Extraovat, auf $^1/_6$—$^1/_4$ des Eies geschätzt. Der Urmund ist sehr klein, bei vielen nicht wahrnehmbar. Bei mehreren Eiern sind die Rückenwülste deutlich." Die Untersuchung eines der quer durchstochenen mikrotomierten Eies zeigt, dass sich an der Stelle des Einstiches eine Lücke im Ektoderm befindet, die noch nicht durch Zellwucherungen ausgeglichen ist; dass einzelne vom Dotterkörper losgerissene Zellen in der Urdarmhöhle liegen und zerfallen, dass aber aus andern Dotterzellen und Zellen der Eiwand an der Stelle des Ausstiches sich ein Extraovat gebildet hat, in dessen Aussenwand sich die Schichten der Eiwand fortsetzen, so dass dasselbe gewissermassen nur eine Ausstülpung der letzteren ist; dass endlich beim Zurückziehen der Nadel ein Fetzen der Eiwand in das Innere des Eies gerissen wurde und hier das eigentümliche Gebilde lieferte, welches ich Intraovat genannt habe (4). Dasselbe wird uns später noch beschäftigen. Das Ei selber hat sich zu einer vorgeschrittenen Gastrula mit Chorda dorsalis und zu beiden Seiten derselben liegenden Ursegmentanlagen des Mesoderms entwickelt, ungefähr dem von O. Schultze in Fig. 9—11 (33, Tafel XXIX) dargestellten Stadium entsprechend.

Die feineren postgenerativen Vorgänge im Extraovat habe ich am besten an etwas jüngeren Eiern beobachten können. Es ist von Wichtigkeit, dass die Extraovate im allgemeinen um so weiter in der Entwickelung zu gelangen pflegen, je jünger das Ei ist, von dem sie ausgingen. So erhielt Roux durch Operation des Froscheies nach Bildung der ersten Furche Extraovate, die sich zwar meist nicht, in wenigen Fällen aber wohl entwickelten und von welchen das höchst entwickelte sogar eine Entwickelungsstufe darstellte, die der Gastrula in den wesentlichsten Punkten entsprach (25a). In ähnlicher Weise erhielt ich durch Operation jüngerer Stadien hauptsächlich des Axolotleies, vom Vierzellenstadium bis zur Blastula, in

günstigen Fällen Extraovate, die eine eigentümliche Entwickelung durchmachten und einer Gastrula sehr ähnlich waren; weiter ging freilich die Ausbildung nicht. Eine so weitgehende Entwickelung derjenigen Extraovate, die von der ausgebildeten Gastrula gewonnen waren, habe ich unter den zahlreichen von mir untersuchten Eiern dieser Art viel seltener beobachtet. Da nun aber die Grundvorgänge bei der postgenerativen Entwickelung der Extraovate dieselben sind, so teile ich meine Befunde über dieselbe im Zusammenhange mit, wobei die Entwickelungsstufe des Eies, die dem Extraovat seinen Ursprung gab, zwar Erwähnung finden, aber auf die Darstellung selber ohne Einfluss bleiben soll.

Wie ich schon früher mitteilte (4), hat bereits Roux (25a) einen kurzen Bericht über seine Beobachtungen bezüglich des Extraovates der Froscheier gegeben. Ich werde im folgenden diese Beobachtungen vielfach zu verwerten Anlass haben.

Durch Operation von Froscheiern im Blastulastadium gewann ich grössere Extraovate, die zunächst durch eine mehr oder weniger weite kraterförmige Öffnung mit dem Innern des Eies kommunizierten und oft bis nach vollkommener Ausbildung des Embryo demselben anhingen. Solche Extraovate führen Fig. 2, 3, 4 vor. Über die Präparate, welche denselben zu Grunde liegen, sagt das Tagebuch: „No. 2, 21/4. 1892, Rana fusca im Blastulastadium, Pigmentrand an einer Seite sehr scharf, in der Gallerthülle mit einer Nadel angestochen. Zimmertemperatur 21 ° C.

a) Am dunkeln Pol operiert, 21 Eier, $1^{00}$; Extraovat auf $^1/_{15}$—$^1/_8$ geschätzt, tritt in den Stichkanal der Gallerthülle ein, wirkt nachher wie ein Hebel auf das Ei, so dass viele den hellen Pol nicht nach unten drehen können. Nach 3 Stunden liegt bei der Mehrzahl der helle Pol seitlich, an der dem Extraovat entgegengesetzten Seite. Um 5 Uhr, also nach 4 Stunden,

ist bei 20 Eiern der Urmund mit dorsaler und ventraler Lippe deutlich, nur bei einem Ei bleibt es zweifelhaft, ob sich ein Urmund gebildet hat. (Letzteres war am 22/4., $10^{15}$, unter den Erscheinungen der Framboisia minor [Roux, 29, p. 433] abgestorben). Am 22/4., $10^{15}$, also nach $22^1/_2$ Stunden, war der Urmund fast bei allen geschlossen, bei einigen waren die Rückenwülste deutlich. Die operierten Eier sind etwas in der Entwickelung zurückgeblieben, denn die Kontrolleier desselben Laichklumpens zeigen alle schon deutlich die Rückenwülste. Die Eier wurden dann in Chromessigsäure von 80° C. konserviert.

b) Am hellen Pol operiert, 19 Eier, $1^{15}$. Lassen sich leichter anstechen. Die Mehrzahl der Eier liegt $4^{15}$ mit dem hellen Pol und seinem Extraovat nach unten. $5^{15}$ ist bei 9 Eiern die Stelle des Urmundes durch das weisse Extraovat eingenommen. Das ganze Ei selbst ist schwarz. Bei 7 Eiern ist der Urmund neben dem Extraovat normal entwickelt, bei 2 anderen liegt es im ausgebildeten Urmund; bei einem Ei liegt neben dem Extraovat eine helle Stelle (nicht entwickelter Urmund?). Am 22/4., $10^{30}$ ist das helle Extraovat fast überall erhalten. Einige Eier haben die Rückenfurche gebildet, 2 mit Framboisia minor.

c) Seitlich, d. h. zwischen dunkelem Pol und Pigmentrand operiert, 27 Eier, $12^{00}$. Das Extraovat liegt $4^{30}$ fast bei allen Eiern seitlich. $5^{30}$, d. h. nach $5^1/_2$ Stunden, ist bei 25 Eiern der Urmund mit scharf begrenzter, tiefschwarzer, dorsaler und hellerer, verschwommener ventraler Lippe ausgebildet. Extraovat seitlich vom Urmunde. Bei 2 Eiern ist der Urmund nicht deutlich."

Aus diesen Aufzeichnungen geht zunächst hervor, dass die Eier noch im Blastulastadium waren, als sie operiert wurden, dass aber schon 4 Stunden nach der Operation bei fast allen Eiern der Urmund deutlich ausgebildet war; es war also das Übergangsstadium der Blastula zur Gastrula angestochen worden.

Das zur Gruppe 2a gehörige Ei (Fig. 4) hat ein sehr eigentümliches Extraovat. Der abgebildete Schnitt geht fast durch die Mitte desselben. Verfolgt man die Serie, so sieht man, dass dieses Extraovat nicht das einzige war, welches durch die Verletzung entstand, sondern dass ausser ihm noch ein kleineres, schon abgestorbenes neben der Einstichöffnung liegt. Das grössere sekundäre Extraovat beträgt dem Volum nach etwa $^1/_3$ des ganzen Eies; an einer Seite unten wird seine Kugelwölbung durch das primäre Extraovat eingedrückt, eine Vermischung beider hat aber nicht stattgefunden. Das erstere, in der Figur allein auftretende, sitzt mit breiter Basis dem Ei auf und ist mit demselben durch eine kraterförmige ziemlich enge Öffnung verbunden; durch dieselbe sind die Zellen der Eiwand und des Dotterlagers in das Extraovat gelangt oder, richtiger gesagt, haben dasselbe bei ihrem Austritt gebildet. Dieser Austritt erfolgt allmählich, ein Umstand, der vielleicht nicht ohne Bedeutung ist. Während nämlich das primäre Extraovat unmittelbar nach dem Zurückziehen der Nadel entstand, bildete sich das sekundäre erst später und verhältnismässig langsam. Schon oben deutete ich an, dass diese sekundäre und langsam erfolgende Bildung wohl mit der Entwickelung des Eies und der Spannungszunahme seiner Wand zusammenhängt; denn das Ei selber ist, wie schon der makroskopische Bericht lehrte, zur Gastrula ausgebildet, die sich von der normalen dadurch unterscheidet, dass infolge des starken Materialaustrittes die schon entwickelten Keimblätter nach innen zu Falten bilden (vgl. Fig. 2, 3) und die Furchungshöhle verschwunden ist. Das Extraovat selber hat nun grosse Ähnlichkeit mit einer Gastrula. Es ist nach aussen abgeschlossen durch eine einfache Lage platter pigmentierter Zellen (Deckschicht), unter welchen eine mehrfache (3—5) Schicht grösserer kubischer oder polygonaler Zellen von hellerer Färbung und mit ziemlich grossen Dotterkörnern versehen auftritt. Alle diese

Zellen bekunden durch ihren Pigmentgehalt und den festen Verband zu geschlossener Lage, sowie durch die deutlichen Zellgrenzen und die geringe Grösse ihre ektodermale Abkunft. Man kann aber die Frage aufwerfen — und sie wurde auch nach meinem Vortrage über diesen Gegenstand auf dem letzten Anatomen-Kongress in Göttingen von Herrn von Kupffer privatim an mich gerichtet —, ob diese grossen Massen von Zellen alle direkt vom Ektoderm der Eiwand durch Auswanderung herstammen. Ich habe diese Frage dahin beantwortet, dass sich die Extraovatzellen ohne Zweifel auch aktiv vermehren. Mitosen sehe ich freilich nur sehr spärlich und auch mit starker Vergrösserung nur sehr undeutlich; da dasselbe aber auch von dem Ektoderm der Eiwand selber gilt, so suche ich, wie schon oben bemerkt, die Ursache in der Art der Fixierung, die für Mitosen viel weniger sich geeignet erwies, als ich gehofft hatte. Eine aktive Zellvermehrung im Extraovat aber folgt schon aus der kolossalen Zunahme seines Volums, während das Ei kaum kleiner ist, als ein normales.

Auf das Ektoderm folgt nach innen eine Schicht von grossen hellen, unregelmässigen, ganz mit grossen Dotterschollen erfüllten Elementen, deren Grenzen oft so undeutlich sind, dass man eine einzige Dottermasse vor sich zu haben glaubt. Die genauere Untersuchung zeigt, dass die Zellgrenzen durch feine Pigmentstrassen gewissermassen vorgezeichnet sind. Diese Zellen- resp. Dotterzellenschicht entspricht etwa dem primären Entoderm einer normalen jungen Gastrula, und ich will sie deshalb auch der Kürze wegen so nennen — freilich mit allem Vorbehalt, der bei der Deutung derartiger schwieriger Objekte geboten ist. Zwischen Ektoderm und Entoderm zieht sich eine scharfe schwarze Linie, an mehreren Schnitten auch ein feiner Spalt als Grenze hin; zur Bildung eines zusammenhängenden Spaltes aber ist es wahrscheinlich wegen der eigen-

tümlichen Spannungsverhältnisse im Extraovat nicht gekommen. Ein Umschlagsrand der pigmentierten ektodermalen Schicht ist zwar vorhanden, aber auch hier fehlt der Spaltraum, der an der normalen Urmundlippe auftritt. Unter den beschriebenen Schichten liegen ungeordnete Extraovatzellen verschiedener Herkunft in Komplexen oder isoliert.

Wie entsteht nun diese merkwürdige Schichtung im Extraovat? Schon Roux bemerkte, dass die Extraovate oft eine „eigentümliche Gestalt" zeigten, „welche nicht ohne besondere Feststellungen allein auf die Wiederholungen der Substanzaustritte und auf die Widerstände der Gallerthülle zurückgeführt werden" dürfe (29, p. 442) und dass man deshalb „nach Erkenntnis der Segmentierung auch eine aktive Gestaltsbildung und eine entsprechende Strukturbildung als mitbeteiligt vermuten" könne. Eine besondere auf Selbstgestaltung hindeutende Struktur konnte er „an den Schnitten der Extraovate nur insoweit nachweisen, als eine geschlossene Epithelschicht an der Oberfläche derselben sich herstellte" (29, p. 442). Dass Roux später an dem Extraovat eines Zweizellenstadiums eine der Gastrula entsprechende Entwickelungsstufe beobachtete, wurde schon oben erwähnt. Ich selber habe früher (4) bei Beschreibung des Präparats, welches Fig. 4 zu grunde liegt, mich über die eigentümliche Gestalt desselben folgendermassen ausgesprochen: „Wenn man also auch Bedenken tragen mag, das beschriebene Extraovat direkt als eine Gastrula zu bezeichnen, so würde andererseits die auffallende Schichtenbildung ohne Voraussetzung ordnender und gestaltender Kräfte im Extraovat schlechterdings unerklärlich sein". Das Substrat für diese Kräfte müssen also die Zellen des Extraovats selber sein, denn die Wand des Eies steht in diesem Falle nicht in direkter Verbindung mit der Wand des Extraovats, und ein direkt gestaltender Einfluss, wie wir ihn den Wundrändern bei Gewebsverletzungen zuschreiben dür-

fen, kann von der Wand des Eies hier nicht ausgehen, da an eine mystische Fernwirkung niemand glauben wird. Wir haben uns also zur Lösung des Rätsels an die Zellen des Extraovats selber zu halten, und es war mir deshalb von grösstem Interesse, dass Roux vor kurzem eine Selbstordnung künstlich isolierter Zellen intra vitam direkt beobachten konnte (26, I., II., III.) Ganz oder fast ganz von einander isolierte Zellen der lebenden Blastula und Gastrula, zum Teil auch der Morula des braunen Frosches zeigten in Kochsalzlösung von $^1/_4$—$^1/_2$ % oder auch in filtriertem Hühnereiweiss die Fähigkeit sich aktiv zu nähern, oder auch von einander zu entfernen, Gleitbewegungen an einander auszuführen, sich durch ausgedehnte flächenhafte Berührung zu vereinigen und Zellkomplexe zu bilden. „Die Näherungskräfte sind, auch abgesehen von schwächenden oder fördernden äussern Einwirkungen in ihrer Intensität zeitlich sehr wechselnd und ferner unter Zellen gleicher Grösse manchmal so verschieden, dass von drei Zellen die beiden entfernteren sich zuerst einander nähern, und dass erst nach der Vereinigung dieser eine Näherung gegen die dritte stattfindet" (26, III. p. 1). Bei Annäherungsversuchen senden die Zellen oft Pseudopodien aus und zeigen überhaupt amoeboide Gestaltsänderungen. Dass es sich hier um eine aktive Lebensäusserung der Zellen und nicht etwa bloss um eine einfache Massenanziehung handelt, folgt schon aus der Thatsache, dass die Zellen von Blastulae, die mit der Gallerthülle in Wasser von 52° C. gebracht waren und darin unter Abkühlung des Wassers bis auf 48° C. 6 Minuten verweilt hatten, also abgetödtet waren, keine der mitgeteilten Erscheinungen aufwiesen. Roux hält die geschilderte Annäherung für chemotropischer Natur und schliesst aus dem Verhalten der Furchungszellen, dass sie sich zumeist in hohem Masse positiv chemotropisch zu einander verhalten, pigmenthaltige und pigmentlose ohne Unterschied; dass aber auch einige Er-

scheinungen beobachtet wurden, welche vielleicht auf negativem Chemotropismus beruhen. „Mit der Richtigkeit dieser Deutung der beobachteten Näherungserscheinungen wird der sogenannte Chemotropismus als ein wichtiges gestaltendes Prinzip der Ontogenese aufzufassen sein“ (26, III, p. 5).

Studiert man die veranschaulichten Extraovate (Fig. 1—4) genauer, so kann kein Zweifel bestehen, dass sich an den Zellen der Extraovate ähnliche Erscheinungen abspielen, wie sie von Roux beschrieben wurden. Zieht man nach dem Anstechen des Eies das Instrument zurück, so ergiesst sich zunächst eine grosse Menge isolierter Zellen, die in der hervorströmenden Eiflüssigkeit suspendiert sind, regellos in den Sack, der durch Vorstülpung und Ausdehnung der Dotterhaut mit der innersten Hüllschicht entsteht. Ist die Ruhe hergestellt, so kann in der günstigen Flüssigkeit im Innern des Sackes eine gewisse aktive Ordnung, Ralliierung, der Zellen durch Chemotropismus erfolgen. Die Beschaffenheit der Zellen z. B. in Fig. 4 zeigt nun deutlich, dass die dunkeln Zellen (Ektoderm) sich in der Peripherie zusammengelegt haben, obgleich in dieser pigmentierten Schicht auch einzelne helle Zellen vorkommen; ausserdem bemerkt man mit stärkeren Vergrösserungen leicht, dass die Pigmentkörnchen sich nach der freien Oberfläche oder der am meisten peripher gelegenen Seite der Zelle hindrängen, wie es auch Roux in dicht geschlossenen Zellkomplexen beobachtete (26, III, p. 2). Ferner sieht man, dass die hellen Zellen (Entoderm-, resp. Dotterzellen) sich unter der dunkeln Schicht angesammelt haben und hier ebenfalls eine kompakte Lage bilden. In den zentralen Teilen der Extraovate endlich liegen Zellen verschiedener Herkunft durcheinander gemischt. Dass dieselben an gewissen Stellen noch zur Verstärkung und zum Ausbau der Wand dienen, darf wohl angenommen werden, ebenso auch, dass sie noch längere Zeit lebendig bleiben. Zuletzt aber zerfallen die isolierten Zellen, ihre Trümmer werden aufgelöst und

als Nährmaterial verwandt. Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt ein Blick auf die viel älteren Extraovate, die in Fig. 9 und 10 dargestellt sind; im Innern derselben liegen noch einzelne zum Teil auffallend grosse Dotterzellen mit grossen gelblichen Dotterkugeln. Ich habe an denselben überall deutlich den Zerfall des Protoplasmas und des Kernes beobachtet; der Kern zerfällt zuletzt in eine grössere Zahl von Teilstücken, die homogen erscheinen und sich mit Borax-Carmin intensiver färben, als normale Kernsubstanz. Es sind also die mehr protoplasmatischen Ektodermzellen zuerst abgestorben und resorbiert worden und zuletzt kommen dann auch die Dotterzellen an die Reihe.

Man kann nun die Frage aufwerfen, ob die beschriebenen Vorgänge als echte Entwickelungserscheinungen anzusehen sind, ob also das Extraovat an sich wirklich entwickelungsfähig ist. Das in Figur 4 dargestellte Extraovat hat, wie schon bemerkt, grosse Ähnlichkeit mit einer Gastrula und zeigt keinerlei Absterbungserscheinungen. Ich habe mich lange Zeit abgemüht durch Variieren der Anstichversuche echte Doppelgastrulae und eventuell weitere Doppelbildungen zu erzielen. Diese Mühe war in gewissem Sinne vergeblich; die weiteren Mitteilungen werden lehren, dass ich so wenig wie Roux eine Entwickelung der Extraovate dieser Art über ein gewisses Stadium hinaus beobachten konnte. Diese Stadien entsprechen der Morula, Blastula und vielleicht noch Gastrula — darüber hinaus ging die Entwickelung nicht. Immerhin aber findet nach meiner Ansicht ein Anlauf zur Entwickelung statt, obgleich das Gestaltungsvermögen nicht ausgiebig genug ist, um wirkliche Embryonen herstellen zu können. Die weiteren Veränderungen an den Extraovaten stellen Fig. 2—4, 6—7 dar; dieselben können nämlich entweder durch Abschnürung vom Ei selbständig werden, oder aber es tritt eine organische postgenerative Verbindung ihrer Wand mit der des Eies ein.

Im ersteren Fall schliessen die sich vermehrenden Zellen

der Extraovatwand nach dem Ei zu allmählich zusammen und ebenso vereinigen sich die Wundränder der Eiwand (Fig. 3, 7). Die Dotterhaut folgt, bis die gänzliche Trennung und damit, wie früher beschrieben, der Untergang der Extraovate besiegelt ist.

Im andern Fall aber tritt eine Verbindung der Eiwand mit der des Extraovats ein und letzteres bildet dann wie in einem früher beschriebenen Beispiel nur eine Ausstülpung der Eiwand. Diese Verbindung wird dadurch hergestellt, dass die Schichten der Eiwand immerfort Zellen ansetzen, bis der Ausschluss an die Wand des Extraovats erfolgt, und sich dann Ektoderm in Ektoderm, Entoderm in Entoderm fortsetzt. Der Vorgang ist postgenerativer Natur und weicht von den bekannten Erscheinungen dadurch ab, dass zunächst eine Organisation der ausgetretenen Zellen im Extraovat und dann sekundär eine Vereinigung desselben mit dem Ei erfolgt. Dabei findet wohl ein Einfluss der schon differenzierten Keimblätter insofern statt, dass sie die entsprechenden Schichten des Extraovats sich gleichartig machen, nostrifizieren, soweit sie es nicht schon waren, und dass dabei heterogene Zellen ausgemerzt werden. Ich schliesse dies aus der Beobachtung, dass in älteren Extraovaten die dem Ektoderm und Entoderm entsprechende Zellenschichten ausnahmslos uniforme Elemente derselben Art besitzen. Ähnliche Vorgänge hat schon Roux in seiner grösseren Abhandlung über die Postgeneration der fehlenden Körperhälfte ausführlich geschildert (29a, p. 59 ff.). Wie hier, so erfolgt in den von mir mitgeteilten Beobachtungen zuerst eine Reorganisation des Materials und dann die eigentliche Postgeneration, bei welcher nach Roux die „Differenzierung durch direkte assimilierende Wirkung differenzierter Zellen auf andere ihnen unmittelbar benachbarte weniger differenzierte Zellen sich im Raume ausbreitet" (29a, p. 77). Diese eigentümliche Wirkung der Keimblätter auf benachbarte Zellen findet nur dann statt, wenn ein solches Keimblatt mit einer „Unterbrechungsfläche" an

die betreffenden Zellen stösst, eine Bedingung, die in meinem Falle durch die Verwundung gegeben ist. Während aber bei Roux die zu „assimilierenden" Zellen aus indifferenten Dotterzellen bestanden, waren sie bei mir meistens schon zu „dunkeln" und „hellen" Zellen differenziert, die dann als isolierte Elemente einer „Selbstordnung" fähig waren und späterhin nach Herstellung der Verbindung mit der Eiwand dem postgenerativen Einfluss der einzelnen Keimblätter unterlagen. Durch Postgeneration mit dem Ei verbundene Extraovate stellen Fig. 2, 6—7 dar. Die Wand des Eies setzt sich direkt fort in die des Extraovats (Fig. 2 ). Während die Keimblätter weiter oben schon differenziert sind, ist unten (caudal) eine Trennung nicht möglich und so lässt sich auch im Extraovat eine solche Sonderung nur in Bezug auf dunkle und helle Zellen feststellen. Was zunächst die hellen Zellen anbetrifft, so stehen sie in Verbindung mit dem Entoderm und dem Dotterlager, können deshalb von diesem Gesichtspunkte aus als Entoderm- oder Dotterzellen aufgefasst werden, wie denn auch nach O. Hertwig (19, p. 26 und 18, p. 465) die Dottermasse nur ein verdickter Teil des Entoblast ist. Ob es aber auch funktionell zulässig ist, das Dotterlager dem Entoblast zuzurechnen, bleibt nach Roux (29, p. 460) erst zu untersuchen. Da nach Roux's Beobachtungen über die Postgeneration des Entoblast bei Halbbildungen das ruhende Dotterzellenmaterial nur durch den Einfluss der schon differenzierten Entoblastzellen selber differenziert wird und nach meinen früher mitgeteilten Befunden an älteren Extraovaten die isolierten Dotterzellen durchaus ihre Natur bewahrt haben, so ist nach meiner Ansicht eine solche funktionelle Verschiedenheit anzunehmen.

Über die dunkeln Zellen ist zu bemerken, dass die deutliche Differenzierung in Ekto-, Meso- und Entoderm, die oben (kopfwärts) sichtbar ist, schon unten in der Eiwand verschwindet und dass auch die durch Substanzaustritt erzeugte Faltenbildung

in der Wand des Eies eine solche Sonderung wieder verwischen oder undeutlich machen muss. Dem entsprechend ist auch im Extraovat eine Differenzierung der Keimblätter nur insofern vorhanden, als die äusseren Zellen dem Ektoderm, die innere Lage dem primären Entoderm entsprechen; vom Mesoderm sieht man nichts. Die Falte bei f wird vom Ektoderm erzeugt. Sie erscheint viel stärker ausgeprägt in Fig. 7 und könnte hier eine Gastrulaeinstülpung vortäuschen. Ich bin der Meinung, dass sie lediglich durch exzessiv starke Neubildung von Ektoderm entsteht und dass gerade solche Erscheinungen die überwiegende Regenerationskraft des Ektoderms gegenüber den anderen Keimblättern beweisen. Die starke Wucherung der Zellen erzeugt ein Vorschieben und schliesslich eine Faltenbildung der Zellenplatte, wie sie bei Fig. 7 mit besonderer Deutlichkeit zu Tage tritt. An derselben macht sich auch die Erscheinung bemerkbar, die schon Roux (29, p. 605) auffiel, dass nämlich die äusserste Rindenschicht des Extraovats, in diesem Falle wenigstens ein grosser Teil derselben, nicht aus Zellen, sondern aus bloss vom Dotter gebildeter Substanz besteht; unter derselben erst liegen lebenskräftige Zellen.

Im Anschluss an das Gesagte folgen hier einige kurzen Mitteilungen über die weitere Entwickelung und die letzten Schicksale der Extraovate. Dieselbe ist wesentlich von der Art der Verbindung derselben mit dem Ei abhängig und man kann sie darnach in gestielte und ungestielte einteilen. In beiden Arten besteht die Wand zuletzt nur aus Ektoderm; Mesoderm kann ich in den Extraovaten mit Sicherheit nirgend nachweisen und man kann vermuten, dass dieser Mangel des Mesoderms die Ursache ist, weshalb eine selbständige Weiterentwickelung derselben ausbleibt; auch das Entoderm scheint seine schichtenbildende Fähigkeit bald zu verlieren, wenigstens finde ich in den älteren Extraovaten nur die schon erwähnten zerfallenden Dotterzellen, isoliert oder in Komplexen. Die

gestielten Extraovate, wie sie Fig. 17a und 17b, 18 vorführen, bilden zuletzt faltige, mit Flüssigkeit und Dotterzellen erfüllte Blasen, deren Wand oft so dünn ist, dass sie bei Betrachtung mit der Lupe am lebenden Embryo transparent erscheint. Ihr endliches Schicksal ist wohl immer, dass sie durch die Bewegungen des Embryo einfach abgeschüttelt werden. Zuweilen beobachtete ich, dass der Embryo in dem Augenblick, wenn er behufs Fixierung in heisses Wasser gebracht wurde, durch eine Konvulsion das Anhängsel abwarf. Die in Fig. 19 dargestellte, dem Ausschlüpfen nahe Larve hatte das intra vitam gethan; das Extraovat lag neben ihr in der Gallerthülle. Das durch die Entfernung desselben erzeugte Loch in der Körperwand wird durch regenerative Wundheilung verschlossen, falls das noch nötig ist. Denn in der Regel scheint der Organismus schon vorher Mittel und Wege gefunden zu haben das Anhängsel gänzlich von sich zu sondern, so dass er nur äusserlich noch dem Ektoderm anhängt. Ich schliesse dies aus Schnittserien durch Embryonen mit ungestielten Extraovaten, die uns Fig. 9—10 zeigen. Man bemerkt das Bestreben, die Extraovate durch Herstellung einer trennenden Zellschicht abzuschnüren. Das Ektoderm, welches ursprünglich immer kontinuierlich Embryo und Extraovat überzieht, postgeneriert in vielen Fällen eine sekundäre Scheidewand zwischen beiden, so dass sie vollkommen getrennt sind und es nur einer Abschüttelung des Extraovats bedarf, um den Embryo frei und heil aus der Affaire hervorgehen zu lassen (Figur 19). In diesen Stadien ist das Extraovat nach meiner Erfahrung immer eine Blase, deren Lumen allerdings sehr variabel ist. Dem scheint das in Fig. 8 dargestellte Extraovat zu widersprechen, da es aus einem lückenlosen Komplex von Zellen besteht. Das ist freilich bei dem abgebildeten Schnitt der Fall. Verfolgt man aber die Serie, so sieht man, dass von dem Punkte x aus eine Zellschicht zum anstossenden Ektoderm (bis $x^1$) sich erstreckte und dass in dem

so umschlossenen Raum sich ebenso einzelne Dotterzellen vorfanden, wie in Fig. 9 und 10. Die Durchmusterung der ganzen Serie zeigt dann ferner, dass die Abtrennung des Extraovats (mit anliegendem Ektoderm) vom Ei nicht überall so vollständig durchgeführt war, wie in dem vorliegenden Schnitt, sondern dass bei $x^2$ eine Kommunikation zwischen Mesoderm, Ektoderm und Extraovat bestand. Von hier aus konnten vielleicht Mesodermzellen (und früher Entodermzellen?) sich mit den Ektodermzellen des Extraovats mischen; in diesem Stadium freilich besteht letzteres — von den erwähnten Dotterzellen abgesehen — wohl ausschliesslich aus Ektodermzellen.

Wie viele Auskunftsmittel aber die Natur besitzt, um in jedem besonderen Fall ihr Ziel zu erreichen, lehrt das Präparat, von dem Fig. 10 einen Schnitt illustriert. Über die Entstehung desselben sagt das Tagebuch: Nr. 54, Siredon pisciformis, Vierzellenstadium; am 10./12. 1892, $4^{35}$ eine Furchungskugel angestochen. Das sich bildende Extraovat entwickelte sich nicht, umgab aber am 11./12., $10^{00}$ ein sekundäres Extraovat als diffuse Masse. Sekundäres Extraovat und Ei entwickelten sich, wie die tägliche Besichtigung lehrte, das Ei (Embryo) wurde aber am 15./12., $9^{15}$ tot gefunden und konserviert." Die mikroskopische Untersuchung zeigt, dass das Medullarrohr geschlossen ist, Chorda, Ursegmente und Seitenplatten ausgebildet sind, dass aber die Verbände der Zellschichten an einigen Stellen gelockert sind, weil der Embryo bei der Fixierung schon abgestorben war. Ganz deutlich aber sieht man, dass in diesem Falle die ursprüngliche Kommunikation des Extraovats mit dem Innern des Eies, die durch die vorhandenen Dotterzellen (dz) bewiesen wird, durch Postgeneration des Mesoderms (Coelomsack) aufgehoben wurde und dass das Ektoderm in einer Flucht noch jetzt Embryo und Extraovat überzieht. Aus anderen Erfahrungen darf man schliessen, dass das Ektoderm späterhin ebenfalls eine Trennungsschicht über dem Mesoderm postgenerirt

haben würde, wenn nicht der Embryo vorher abgestorben wäre. Dieser Fall ist deshalb von besonderem Interesse, weil er zeigt, dass auch das Mesoderm die Fähigkeit einer spezifischen Postgeneration besitzt.

Während in allen bisher berücksichtigten Fällen die typische Ausbildung des Embryo ohne grobe Formstörung und die endliche Abstossung des Extraovats mehr oder weniger vollständig erreicht wird, entstehen doch auch unter Umständen durch den experimentell erzeugten Substanzaustritt tiefgehende Formstörungen des Embryo dadurch, dass die Extraovate stiellos und dauernd mit demselben verbunden bleiben und gewissermassen ein Stück desselben bilden. Ich ziehe vor, diese Fälle an dieser Stelle nicht weiter zu besprechen, sondern sie im nachfolgenden Aufsatz kurz unter den „Missbildungen" zu behandeln.

In diesem Abschnitt sind aber noch einige andere Erscheinungen zu erwähnen, die für die Frage der Keimblätter-Regeneration bedeutungsvoll sind. Zuweilen werden nämlich bei den Operationen Zellkomplexe aus der Eiwand in das Innere des Eies verlagert und sterben hier nicht gleich ab, sondern erhalten sich eine Zeit lang lebendig; ich habe diese Bildungen „Intraovate" (p. 176) genannt nach Analogie der Roux'schen „Extraovate" und teile über die Entstehung derselben einige Beobachtungen mit. Im allgemeinen entstehen Intraovate am häufigsten, wenn man das Instrument durch und durch stösst, weil dann beim Einstich oder beim Zurückziehen gelegentlich Teile der Eiwand in das Innere des Eies gerissen werden. Solche Präparate lieferte mir z. B. folgende Operation: „Nr. 8. Rana fusca, Gastrula, Urmund gross. 28./4. 1892, $11^{45}$ dorsale Urmundslippe parallel der ersten Anlage derselben quer mit dem Keilmesserchen durchstossen, bei andern Eiern auch eine keilförmige Excision hergestellt. Eine Partie wurde nach 2, eine andere nach $22^{1}/_{4}$ Stunden konserviert." Ein mikrotomirtes Ei der ersten Partie zeigte nun, dass der ausgeschnittene Lappen

an einer Seite mit der Eiwand in Verbindung geblieben und in das Innere des Eies verlagert war. Er zerfiel nicht, sondern schloss sich durch Konvergenz der Ränder zu einem Blindsack, der nur durch eine schmale Brücke mit der Eiwand zusammenhing. Das Ei bemüht sich durch Entgegendrängen der Wundränder den Defekt zu schliessen und ist dabei im Begriff die Brücke des Intraovats abzuschnüren (Figur 11 a — c). Die Zellschichten des letzteren haben ihre Differenzierung bewahrt. Auch bei einem nach 22½ Std. konservierten Ei wurde ein Intraovat in Gestalt eines nach innen verlagerten Blindsacks gefunden. Seine Zellen entsprachen durchaus den Ektodermzellen des Eies mit stark pigmentierter Deckschicht und blasseren tiefer liegenden Zellen, eine weitere Differenzierung war nicht eingetreten.

Noch merkwürdiger sind Intraovate, die ganz isoliert im Innern des Eies liegen (Fig. 12 a—c). Sie entstehen in ähnlicher Weise, wie die eben beschriebenen: „Nr. 5. Rana fusca, Gastrula; 23./4. 1892, $11^{00}$ über dem Urmund parallel der dorsalen Lippe quer durchstochen." Ein nach 7½ Std. konserviertes, in Transversalschnitte zerlegtes Ei zeigt, dass beim Zurückziehen der Nadel ein Komplex von Ektoderm in das Innere des Eies hineingerissen wurde. Dieser Zellkomplex hat das Aussehen einer kleinen Morula, liegt in der Richtung des Stichkanals, etwas exzentrisch im Dotterkörper, ist durch 17 Schnitte der Serie zu verfolgen und zählt auf einem durch den Äquator gehenden Schnitt 13 Zellen. Alle diese Zellen sind stark pigmentirt und heben sich durch ihre Farbe und ihren festen Zusammenschluss in allen Schnitten deutlich von der hellen undeutlich cellulierten Dottermasse ab. In der Nähe des Ein- und Ausstiches liegt je ein kleines Extraovat. Das erstere ist etwas verlagert, kleiner als das andere und schon im Begriff zu zerfallen, während das grössere auf der entgegengesetzten Seite des Eies noch lebendig, ist. Nachdem ich erst auf diese Gebilde aufmerksam wurde

habe ich sie öfter gesehen. Wie lange sie lebendig bleiben und ob sie überhaupt auf die Dauer lebensfähig sind, vermag ich nicht zu sagen. Dass sie für die Entstehung der Dermoide von Interesse sind, soll im nächsten Aufsatz noch hervorgehoben werden. Für die Frage der Keimblattregeneration genügt hier der Hinweis darauf, dass die Intraovate wenigstens eine Zeit lang lebens- und entwickelungsfähig bleiben und dass sie dabei die Spezifität der Zellen (Ektoderm) festhalten.

## III. Die Entstehung von Defekten in der Eiwand nach Verletzungen.

Defektversuche im allgemeinen wurden von Roux zuerst am Froschei angestellt, um die Frage zu prüfen, „ob das Keimplasma zur Zeit der ersten Forschungen schon entsprechend den späteren Einzelbildungen different beschaffen und bestimmt lokalisiert sei“ (29, p. 435). Wie schon in der Einleitung bemerkt wurde, handelt es sich bei den oben bezeichneten „Defekten“ nicht um die Folgeerscheinungen nach Operationen am Ei während der ersten Furchungen, sondern um solche an operierten Gastrulae. Es kann zwar eine Verletzung an einem vorgerückten Entwickelungsstadium im wesentlichen dasselbe Resultat haben, als eine solche an einem jüngeren; schon Roux bemerkte, dass wesentlich derselbe Effekt entstand, einerlei, in welchem Stadium der Forschung die Verletzung vorgenommen war (29, p. 458). Bei den Defekten aber, die hier zur Besprechung kommen, handelt es sich nicht um „Bildungsdefekte im Ektoderm, sondern die scheinbaren Defekte sind als die klaffenden Wunden selber aufzufassen“ (Roux, 29, p. 476). Dieselben können bis zur vollen Ausbildung des Embryo bestehen bleiben und unter Umständen typische Missbildungen darstellen. Je nach der Schwere der Verletzung kann der Defekt blos das obere oder beide oberen Keimblätter betreffen, während das Ektoderm, resp.

das Dotterlager von unten her provisorisch die Öffnung verstopft.

Über die Entstehung solcher Defekte ist im allgemeinen per exclusionem zu bemerken, dass sie sich dann einstellen, wenn weder primärer Wundverschluss, noch Extraovatbildung erfolgt, d. h. wenn die gesetzte Verletzung erheblich ist oder die Extraovatbildung aus irgend einem Grunde unmöglich wird. Der letztere Fall kann auch bei Anstich des Dotterlagers eintreten, wenn der hervorschiessende Strom von Eiflüssigkeit die gelösten oder gelockerten Zellen einzeln mit sich fortreisst und so zerstreut, dass eine Vereinigung derselben zu Komplexen unmöglich ist; diesen Vorgang habe ich öfter direkt beobachtet. Es gehen dann die nach allen Richtungen hin zerstiebten Zellen zu Grunde, die Wunde bleibt zunächst offen und wird von unten her durch weisse Zellen verstopft. Man sieht dann rings um die Wunde schwarze Wülste von Ektoderm und in der Mitte eine vertiefte helle Stelle (Vgl. Roux, 29, p. 463, 467). Einen ähnlichen Effekt und Defekt erzielte ich zuweilen, wenn ich mit dem Keilmesserchen Excisionen aus der Eiwand im Bereiche der schon differenzierten Keimblätter vornahm. Ich theile einige solcher Beobachtungen mit.

„Nr. 97. Siredon pisciformis, Gastrula mit kleinem Urmund 3./3. 1893, $6^{\underline{00}}$ am Äquator mit dem Keilmesserchen operiert. Am 4./3., $11^{00}$ waren die Rückenwülste gebildet und am 5./3., $12^{00}$ wurde der Embryo, an dem Kopf und Schwanz deutlich waren, in Chromessigsäure-Sublimat konserviert. Es fand sich an der rechten Seite des Kopfes ein Defekt in Gestalt einer Vertiefung, die von Ektodermwülsten umgeben war."

„Nr. 117a. Siredon pisc. 23./3. 1893, $6^{\underline{00}}$, 7 Gastrulae am Äquator operiert, bei 3 keilförmige Excisionen erzielt. Von den letzteren wurde ein Ei 25./3 $7^{\underline{00}}$, also nach 49 Stunden, in Wasser von 80° C. abgetötet und dann konserviert." Es fand sich ein Defekt mitten auf dem Rücken im Medullarrohr, ganz

ähnlich wie in einem von Roux beschriebenen Fall (29, p. 470). Der Defekt ist unten durch eine helle Masse begrenzt, die Medullarwülste haben sich an dieser Stelle nicht vereinigt, sondern ziehen nebst den Ursegmenten bogenförmig um den Defekt herum, um sich hinter demselben wieder zu vereinigen. Es war also in diesem Falle durch den Substanzverlust eine Spina bifida experimentell erzeugt worden. Das hier beschriebene Objekt zeigte am zweiten Tage nach der Verletzung deutliche Spuren einer Reparatur; von der Kopfseite her näherten sich die wulstigen Wundränder einander, und ich halte es für wahrscheinlich, dass sie späterhin sich vollständig vereinigt hätten. Roux berichtet von solchen Wunden, dass sie allmählich von der Oberflächenschicht überwuchert wurden und dass eine Narbe späterhin noch die Verletzungsstelle kennzeichnete (29, p. 476).

„Nr. 78. Siredon p., 13./12. 1892, $12^{00}$. 12 Gastrulae im Beginn der Gastrulation am dunkeln Pol operiert. Am 15./12. $7^{00}$ waren alle lebendig, die meisten zeigten ein kleines Extraovat, welches am 16./12., $6^{00}$ überall verschwunden war!" Es war also in früher beschriebener Weise das Extraovat postgeneriert und dann in die normale Wölbung der Eiwand hineingezogen worden. Nur bei zwei Eiern zeigte sich an der Bauchseite eine helle Stelle, die mich vermuten liess, dass es sich hier um einen Defekt handelte. Die beiden Eier wurden in Sublimat-Chromessigsäure fixiert und eines später mikrotomiert; über den mikroskopischen Befund werde ich gleich berichten. Es sei zunächst noch bemerkt, dass nach den Notizen im Tagebuch am 17./12., $4^{c0}$ 7 lebende Embryonen von diesem Versuch übrig waren, die die Kiemen entwickelt hatten und vollständig normal aussahen; die Gallerthülle war bei allen vollständig durchsichtig. Drei Embryonen waren abgestorben unter Trübung der Hülle.

Was nun die mikroskopische Untersuchung der Schnittserie von Nr. 78, 1 (Fig. 5) anbetrifft, so ergiebt dieselbe, dass das

Medullarrohr geschlossen ist, Chorda, Ursegmente und Seitenplatten ausgebildet sind. An der Bauchseite findet sich vom 182. bis zum 231. Schnitt eine Lücke im Ektoderm und da das Mesoderm hier nicht bis unten reicht und sich mit dem der andern Seite verbindet, so tritt hier das Entoderm frei zu Tage und bildet statt des Ektoderms die Grenzwand nach aussen. In dem abgebildeten Schnitt zieht das Mesoderm rechts ganz frei sich nach unten zu, links ist es weiter unten vom Entoderm nicht zu trennen. Der Urdarm hat eine unregelmässige Form, was vielleicht zum Teil durch den Austritt und die Verlagerung von Dotterzellen verursacht wurde. Von besonderem Interesse ist hier das Verhalten des Ektoderms. Bis nahe zum Wundrand ist es durchweg zweischichtig, dann verliert sich die eine Schicht und man sieht im Schnitt zu beiden Seiten je eine Zelllage, rechts in Ausdehnung von zwei, links von drei Zellen. Nach der Wunde zu werden die Zellen immer platter, wie sich an der Verteilung der Pigmentkörner leicht feststellen lässt und laufen zuletzt in eine dünne keilförmige Platte aus. Dieses Verhalten entspricht durchaus der ersten Epitheldecke bei Regeneration der Epidermis, wie ich es im Anschluss an Klebs und Peters an anderer Stelle ausführlich beschrieben habe. Ähnliches berichtet Roux über die von der Medullarplatte aus fortschreitende Postgeneration gewisser Halbbildungen. Er findet aussen eine einzellige „Lage braun pigmentierter kubischer Zellen, die als Fortsetzung des Ektoderms sich darstellt und an ihrem freien Seitenrande in ganz platte Zellen übergeht" (29a, p. 69). Da in dem von mir beschriebenen Falle die Ektodermschicht des operierten Objektes schon differenziert war, handelt es sich bei demselben nicht um Postgeneration, sondern um einfache Regeneration. Von grösster Wichtigkeit ist nun endlich bei diesem Objekt das Verhalten des Entoderms. Obgleich die Zellen frei nach aussen und in einer Flucht mit den Ektodermzellen liegen, zeigt keine ein-

zige Entodermzelle auch nur die Spur einer Umwandlung in eine Ektodermzelle; sie sind alle unpigmentiert, gross, mit verhältnismässig grossen Dotterschollen versehen und unregelmässig in der Form. Die Bedeutung dieser Thatsache soll in der Zusammenfassung hervorgehoben werden.

## Zusammenfassung.

Überblickt man die Reaktionen, welche nach einer Verletzung der Blastula oder Gastrula der Amphibien an denselben auftreten, so findet man eine fast überraschende Ähnlichkeit mit schon bekannten Vorgängen bei der Regeneration von Geweben.

Wenn im einfachsten Fall nach Anlegung einer linearen Wunde an den schon differenzierten Keimblättern die Wundränder kraft ihrer Elasticität sich zusammenlegen, verkleben und sehr schnell definitiv und ohne Spur einer Narbe verwachsen, so ist das derselbe physiologische Vorgang, als wenn nach Herstellung von Gewebswunden die Vereinigung und Heilung der Wundränder per primam intentionem erfolgt.

Wenn ferner in komplizierteren Fällen von Kontinuitätstrennung der Keimblätter zunächst ein Austritt von Eimaterial in Form von Zellen oder Dotter oder von beiden stattfindet und dann in Gestalt des Extraovats einen provisorischen Verschluss der Wunde bewerkstelligt, so hat dieser Vorgang in mechanischer Hinsicht eine Analogie in der Bildung eines Schorfs durch ausgetretenes und gerinnendes Blut bei Gewebswunden. Es zeigt dieser Fall wieder, dass die organische Natur rein physikalische und chemische Kräfte in bewunderungswerter Einfachheit zur Erreichung ihrer Ziele zu benutzen versteht. Mit der Herstellung des Extraovats und des Schorfs hört die Übereinstimmung der nunmehr eintretenden Reparationsvorgänge noch nicht auf. Zunächst freilich macht sich die Ver-

schiedenheit im Verhalten beider Bildungen bemerkbar. Denn der Schorf spielt in allen Fällen eine lediglich passive Rolle bei der ersten Wundbedeckung, entwickelt sich nicht weiter und wird nachher in allen Fällen abgeworfen. Anders das Extraovat. Nach Anlage der Verletzung sind die losgerissenen Zellen der einzelnen Keimblätter und eventuell auch des Dotterlagers zuerst wirr durcheinander im Extraovatsack angehäuft. In diesem Chaos kann unter günstigen Umständen zunächst eine provisorische Ralliierung durch die von Roux nachgewiesene Fähigkeit der „Selbstordnung der Furchungszellen" hergestellt werden, wobei schon der Hauptsache nach die isogenen Zellen sich zu eigentümlichen Schichten gruppieren können. Dieser Vorgang geschieht zunächst ganz unabhängig von den Keimblättern, da in der ersten Zeit eine direkte Verbindung der Eiwand mit den Schichten des Extraovats sicherlich nicht besteht. Das Resultat dieser Selbstordnung kann die Herstellung eines der Morula, Blastula oder gar Gastrula sehr ähnlichen Gebildes sein. Und nun sind zwei Fälle möglich: es erfolgt entweder eine Abschnürung des Extraovats oder eine organische Verbindung desselben mit der Eiwand.

Der erste Fall hat grosse Ähnlichkeit mit dem Abwerfen des Schorfs bei der Regeneration von Gewebswunden. Nach Ribbert's Untersuchungen an der Mamilla erfolgt die Regeneration bei Anwesenheit eines deckenden Schorfs dadurch, dass das Epithel von den Wundrändern aus sich unter dem Schorf vorschiebt, wobei nach 24 Stunden erst ein kurzer Fortsatz von Epithel hergestellt ist (32a).

Ähnliche Regenerationserscheinungen kommen bei solchen Extraovaten vor, welche allmählich vom Ei abgeschnürt werden. Denn diese Abschnürung geschieht nach den oben mitgeteilten Beobachtungen in der Weise, dass nicht nur die nach dem Ei zu gelegene Zellschicht des Extraovats, sondern auch die Wundränder des Eies sich zusammen

schliessen, bis die Trennung beider Gebilde erfolgt. Dass bei dieser Vereinigung der Eiränder Wucherungen der Keimblattelemente und besonders des Ektoderms eine wichtige Rolle spielen, wurde schon betont. Sieht man davon ab, dass das Extraovat selber abweichend vom Schorf eine gewisse Entwickelung durchmacht, so springt die Ähnlichkeit der erwähnten Vorgänge in die Augen und weil in diesem Falle am Ei selber schon vorhanden gewesene Teile ohne direkte Benutzung des Extraovats wieder hergestellt wurden, so ist man, wie früher schon erwähnt, zu der Auffassung berechtigt, in diesen Fällen von einer Regeneration — nicht Postgeneration — der Keimblätter zu sprechen.

Ähnliche Erscheinungen beobachtete übrigens O. Schultze auch an normal sich entwickelnden Eiern, die keine künstlichen Verletzungen erlitten hatten. Als er beim Studium seiner „natürlichen Lokalisationsmarken" Froscheier herumdrehte und dann wieder in die ursprüngliche Lage zurückrotieren liess, fand er in manchen Fällen, dass die Marke nicht mehr an ihrer ursprünglichen Stelle lag (35, p. 13), also zwischen Dotterhaut und Ei beweglich war. Er schloss daraus, „dass das Ei die Fähigkeit hat, mit der Gesamtentwickelung nicht gleichmässig Schritt haltendes Material im weiteren Entwickelungsgang zu eliminieren und gleichsam ausser Kraftwirkung zu setzen" (35, p. 13–14).

Ganz anders aber verhalten sich die Reparationserscheinungen an solchen Extraovaten, die späterhin mit der Gastrula organisch verbunden und zuletzt in die Wand derselben hineingezogen werden. Bei diesen erfolgt durch aktive Zellwucherung sowohl in der Wand des Eies als auch in den Schichten des Extraovats zunächst eine Vereinigung beider Gebilde und dann beginnt die eigentliche Postgeneration des Extraovats von den Keimblättern aus. Sie geschieht so, dass die einzelnen Keimblätter die anstossenden Elemente

des Extraovats nostrifizieren, soweit sie noch nicht durch die vorhergehende Selbstordnung adaequat geworden waren. Dabei werden vielleicht auch einzelne heterogene Elemente ausgemerzt, in ähnlicher Weise wie es Nussbaum bei der Regeneration von Stücken der Hydra zu ganzen Organismen beobachtete: „Was sich in den Plan des Ganzen gelegentlich des störenden äusseren Eingriffes nicht fügen will, wird resorbiert und durch Neubildung ersetzt" (22a, II. Mitt. p. 346).

Dass diese Vorgänge eine grosse Ähnlichkeit mit den von Roux bei der Postgeneration von Halbbildungen beschriebenen aufweisen, habe ich oben auseinandergesetzt. Wie das Dottermaterial der operierten Eihälfte zuerst reorganisiert und dann bei Postgeneration der fehlenden Körperhälfte verwandt wird, so erfolgt in dem ausgetretenen Zellmaterial des Extraovats zuerst eine gewisse Entwickelung durch Selbstordnung der Zellen, und dann wird dieses Material bei Postgeneration der Keimblätter von der Eiwand aus benutzt. Gerade der letztere Umstand berechtigt zu der Auffassung dieser Vorgänge als postgenerativer, nicht regenerativer Natur. Und während ferner bei der regenerativen Vereinigung der Wundränder einer Gastrula wie bei der Regeneration unter dem Schorf, die Zellschichten unter dem Extraovat vorgeschoben werden und letzteres wie der Schorf schliesslich abgeworfen wird, finden wir bei der Postgeneration der Keimblätter, dass dieselben um das Extraovat herumwachsen, so dass diese Art der Regeneration gewissermassen auf dem Umwege um das Extraovat erfolgt.

Bei der Regeneration von Keimblättern finden wir also sowohl postgenerative als auch regenerative Vorgänge vertreten, und wenn man weiter mit Roux (29c, p. 296ff.) eine Regeneration durch Proliferation von Zellen von einer anderen durch Umordnung und Umdifferenzierung schon vorhandener Zellen unterscheidet, so finden wir an unserm Objekt beide

Arten von Regeneration vertreten. Freilich spielt aber der letztere Modus wohl die Hauptrolle, da die geringe Festigkeit dieser Entwickelungsstufen und der Zellverbände die Umordnung und Umdifferenzierung der Elemente offenbar begünstigt. Wir dürfen also auf Grund dieser Erfahrungen mit Roux schliessen, „dass bei den höheren Tieren während des früheren Embryonallebens die Post- resp. wohl auch die Regeneration mehr durch Umordnung und Umdifferenzierung von Zellen, im erwachsenen Zustande dagegen mehr durch Neubildung von Zellen sich vollzieht" (29c, p. 297).

Eine andere Frage von allgemeiner Bedeutung kann nunmehr hier ebenfalls eine Beantwortung finden. Diejenige nämlich, ob für die Keimblätter dasselbe Gesetz der Specifität in Bezug auf Regeneration gilt, wie es die neuesten Untersuchungen für die Gewebe nachgewiesen haben. Ich sage ausdrücklich „in Bezug auf Regeneration", denn in Hinsicht der direkten Entwickelung sind bekanntlich hervorragende Embryologen der Meinung, dass den Keimblättern Specifität nicht zukomme. So sagt His über die Mesenchymderivate: „Sollte es sich vielmehr zeigen, dass dieselbe Anlage promiscue Bindesubstanzen, Epithelien und Muskelzellen liefert, dann müsste man überhaupt darauf verzichten, zwischen Histologie und Entwickelungsgeschichte gesetzmässige Beziehungen aufzufinden. Es würde dann nur noch ein Resignationsstandpunkt übrig bleiben, wie ihn ja in der That einige Embryologen der Gegenwart (Goette, Kölliker und die Gebr. Hertwig) einnehmen" 19a, p. 70). O. Hertwig will diesem Satze nicht beipflichten, sondern äussert sich so: „Indem ich ein solches planloses und kompliziertes, durch direkte Beobachtung wohl kaum festzustellendes Durcheinanderwachsen der Zellen verwerfe, lasse ich die glatten Muskelzellen sich an Ort und Stelle der ursprünglich bindegewebigen Wandungen des Endothelrohres aus indifferenten Zellen in dem Maasse bilden, als der Arbeitszweck des betreffen-

den Organes es erfordert. Das Protoplasma einer Zelle birgt eben in sich verschiedene Anlagen, um sich in dieser oder jener Richtung differenzieren zu können; und es kommt nur auf die besonderen Anforderungen an, welche an die eine bestimmte Stelle des Körpers einnehmenden Zellen gestellt werden, damit sie diese oder jene Eigenschaft in einer besonderen Weise entwickeln und so dem jeweiligen Zweck entsprechend besser funktionieren können" (19, p. 124). Im Anschluss an die Gebr. Hertwig äussert sich Weismann: „Da nun aber — wie die Brüder Hertwig gezeigt haben — die Keimblätter der Metazoen keine Primitivorgane im histologischen Sinne sind, da vielmehr bei niederen Tieren von jedem Keimblatt vielleicht alle überhaupt vorkommenden Gewebe gebildet werden können, gewiss aber deren mehrere, so wird dieser Satz (das von Ziegler formulierte Gesetz der Specifität der Gewebe; Ref.) wohl nur für die höchsten Wirbeltiere Gültigkeit beanspruchen dürfen. Bei niederen Tieren können nicht nur sämtliche Gewebeformen aus jungen Zellen, die innerhalb eines Keimblattes liegen, hervorgehen, sondern unter Umständen sogar die Zellschichten des andern Keimblattes, ja des ganzen Tieres. (Dies bezieht sich auf Teilung und Knospung; Ref. [37, p. 150]).

Es wird also von hervorragenden Forschern die Anschauung vertreten, dass bei der direkten Entwickelung aus den Zellen der Keimblätter in vielen Fällen ein oder das andere Gewebselement werden könne und dass nur Lage und Funktion entscheiden, welche Möglichkeit zur Wirklichkeit wird.

Von dieser direkten Entwickelung hat Roux neuerdings die indirekte durch Post- und Regeneration schärfer unterschieden, als es bisher geschah. Auf Grund seiner eigenen, sowie der Experimente von Chabry, Fiedler, Driesch, Chun und Wilson gelangte er zu den Sätzen: „Das durch die Befruchtung aktivierte Idioplasson der direkten Entwickelung wird also durch die Furchung qualitativ

ungleich, das nicht aktivierte Material der Post- und Regeneration zunächst qualitativ gleich geteilt. Ob wirklich mit dem Achtzellenstadium diese letztere Gleichheit zu Ende ist, bedarf wohl noch der weiteren Untersuchung, um eine Hemmung der Entwickelung dieser Zellen durch Schädigung mit Sicherheit ausschliessen zu können. Es läge nahe zu vermuten, dass diese Ungleichheit in der Scheidung des Post- und Regenerationsmateriales erst mit der Scheidung des Materiales der Keimblätter von einander eintrete und dass dann noch eine Zeitlang innerhalb jedes Blattes das Regenerationsmaterial wieder gleich geteilt würde, so dass durch die Zusammenwirkung beliebiger, im Embryo oder vollentwickeltem Tiere (z. B. Hydra) neben einander liegenden Stücke der beiden primären oder auch der drei resp. vier Blätter noch das Ganze regeneriert werden könnte. Die Möglichkeit solchen Zusammenwirkens von Zellen mehrerer Keimblätter würde auf bestimmte Arten der Entwickelungsmechanismen hinweisen" (29c, p. 293).

Für unsere Frage, die eventuelle Specifität der Keimblätter betreffend, ist nun das Verhalten der Hydra in den neuesten Regenerationsversuchen von Nussbaum und Ischikawa von besonderem Interesse. Denn da dieser Polyp im wesentlichen nur aus zwei Schichten, dem Ektoderm (mit intermediärer Keimschicht) und dem durch eine Stützlamelle von ihm getrennten Entoderm besteht, so bieten die Regenerationserscheinungen an demselben, wie ich schon früher bemerkte (3a) eine phylogenetische Parallele zu dem ontogenetischen Problem der Keimblattregeneration. Nussbaum gelangte zu dem Resultat, dass nach definitiver Arbeitsteilung in Form einer strengen Sonderung von Entoderm und Ektoderm zur Reproduktion eines Ganzen nicht nur Entoderm und Ektoderm, sondern auch indifferente Ersatzzellen, also ein Zusammenwirken aller drei Zellarten, nötig sei. Er zeigte ferner an nach Trembley's Methode umsgestülpten Polypen, dass nach quali-

tativer Trennung von Ektoderm und Entoderm eine Stellvertretung der einen Schicht durch die andere ausgeschlossen ist. Trembley hatte nämlich angenommen, dass ein umgestülpter und an der Wiederumkehr gehinderter Polyp sein Ektoderm einfach in Entoderm verwandle und umgekehrt. Nussbaum zeigte dagegen, dass, wenn ein durchbohrender Draht die gröbere ohne weiteres sichtbare Umstülpung hindert, an den Wundstellen eine gewissermassen heimliche Rückkehr zur normalen Lagerung von Ektoderm und Entoderm erfolgt, dass aber nicht Ektoderm in Entoderm und umgekehrt verwandelt wird (22a).

Diese fundamentale Thatsache gilt nach meiner Ansicht auch für die embryonalen Keimblätter zunächst der Amphibien. Eine wirkliche Stellvertretung des einen Keimblatts durch das andere und eine Umwandlung des einen in das andere kommt bei der Regeneration der Keimblätter nicht vor; sie verhalten sich also in dieser Hinsicht specifisch.

Zur Begründung dieses Satzes erinnere ich an folgende Thatsachen.

Schon Roux bemerkt bei Erörterung der durch Operationen an der Gastrula und den nächstfolgenden Phasen der Entwickelung erhaltenen Resultate über die Verletzungsstelle: „In keinem Falle war bemerkbar, dass die blossliegende weisse Schicht von sich aus ein neues Ektoderm gebildet hätte, wie dies auch selbst bei Bildungsdefekten der während der Furchung angestochenen Eier nicht der Fall war; ein interessanter Hinweis auf Waldeyer's Annahme, dass schon mit der Bildung der Keimblätter die Materialien funktionell geschieden sind“ (29, p. 476). (Vergl. auch Waldeyer, 36a, p. 49.) Genau dieselbe Beobachtung an operierten Gastrulae habe ich oben ausführlich besprochen und in Figur 5 veranschaulicht. Obgleich hier das weisse Zellenmaterial des schon grössenteils zu echten Entodermzellen differenzierten Dotterlagers

frei zu Tage und in gleichem Niveau mit dem Ektoderm liegt, also durch Lage und Funktion zur Umwandlung in Ektoderm herausgefordert wird, haben die Zellen doch ihre Eigenart streng bewahrt. Dasselbe gilt vom Ektoderm, welches im Begriffe ist, die Wundstelle zu bedecken.

Bei der ausführlich dargelegten Regeneration der Keimblätter, die mit Abschnürung des Extraovats einhergeht und bei Postgeneration derselben auf dem Umwege über das Extraovat zielen alle Vorgänge darauf hin, die strenge Sonderung der Keimblätter festzuhalten und wiederherzustellen (Fig. 1, 2, 5, 7).

Bei der Trennung des Extraovats vom Ei durch Vorschieben des Ektoderms oder Mesoderms (Fig. 8, 9, 10) verhalten sich beide specifisch: Ektoderm bleibt in allen Teilen und allen Zellen Ektoderm, Mesoderm = Mesoderm.

Die experimentell erzeugten Intraovate bewahren ihre ektodermale Beschaffenheit, obgleich sie unter Umständen mitten in den Dotterkörper verlagert und ringsum von heterogenen Zellen umfasst werden (Fig. 11a—11c, 12a—12c).

Die losgerissenen Entoderm- und Dotterzellen in älteren Extraovaten halten ihre specifische Qualität fest und zerfallen schliesslich, ohne sich umzuwandeln (Fig. 9, 10).

Auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen fasse ich zum Schluss die Resultate dieser Untersuchung in folgende Sätze zusammen:

## Resultate:

1. Die Keimblätter der Amphibien sind der Regeneration, resp. Postgeneration fähig.
2. Das bei der Kontinuitätstrennung der Keimblätter ausgetretene Zellmaterial, das Extraovat (Roux), bildet einen provisorischen Wundverschluss, wie der Schorf einer Gewebswunde.

3. Das Extraovat kann bei den Reparationsvorgängen an der Gastrula abgeschnürt werden und zu Grunde gehen, oder es kann in feste Verbindung mit dem Ei treten.
4. Im ersteren Falle erfolgt eine Regeneration der Keimblätter durch Zellwucherung und Vereinigung der einzelnen Keimblätter unter dem Extraovat.
5. Im andern Falle findet durch „Selbstordnung" der Zellen (Roux) eine provisorische Entwickelung im Extraovat und dann eine postgenerative Vereinigung der Keimblätter um das Extraovat herum unter Benutzung und Nostrifikation der Zellen desselben statt.
6. Bei totaler Durchstechung einer Gastrula werden zuweilen Ektodermkomplexe in das Innere desselben verlagert, bleiben hier lebendig und erhalten ihre Eigenart; wie lange das dauert, bleibt zu ermitteln. Ich nenne diese Bildungen Intraovate.
7. Nach Anlage grösserer Wunden bildet die blossliegende weisse Schicht (Entoderm) niemals von sich aus ein neues Ektoderm (Roux). Ebensowenig wandelt sich eines der andern Keimblätter in ein anderes um, die Keimblätter sind also in Bezug auf Regeneration und Postgeneration specifiziert; dasselbe gilt von grösseren isolierten Komplexen des Ektoderms und Entoderms, resp. des Dotterlagers.
8. Die regenerative Potenz ist beim Ektoderm am grössten.

VII.

# ÜBER ORGANBILDENDE KEIMBEZIRKE

UND

# KÜNSTLICHE MISSBILDUNGEN

DES

# AMPHIBIENEIES

VON

**DIETRICH BARFURTH**
IN JURJEW (DORPAT).

*Hierzu Tafel XVII und XVIII.*

Dass das Amphibienei nicht ein so einfaches und harmloses Entwickelungsobjekt ist, wie man nach Betrachtung der hübschen Ziegler'schen Modelle glauben möchte, bleibt wohl keinem Beobachter verborgen. Bei genauerem Studium sieht man vielmehr, dass dasselbe zahllose Tücken und Kniffe entfaltet, um die wirklichen Vorgänge seiner Entwickelung mit einem dichten Schleier zu verhüllen. Das ist der Grund, weshalb an diesem so leicht zugänglichen Objekt noch in den beiden letzten Decennien von scharfsinnigen Beobachtern fundamentale Thatsachen aufgedeckt werden konnten und weshalb andererseits bis in die neueste Zeit über sehr wichtige Fragen der Entwickelung eine Einigung nicht erzielt wurde.

Es sind hauptsächlich zwei Umstände, die eine Untersuchung besonders in den ersten Entwickelungsstadien dieser Eier erschweren: die eigentümliche Verschiebung von Zellen bei Bildung der Blastula und Gastrula und die von der Schwere abhängige physiologische Drehung des Eies. Über diese Vorgänge haben die Untersuchungen von Goette, O. Hertwig, Pflüger, Roux, Born, O. Schultze u. a. Aufklärung gebracht. Als Pflüger in der Herstellung der Zwangslage (23, II, p. 312) ein Mittel gefunden hatte, die Drehung des Eies nach der Befruchtung zu verhindern, machte er die wichtige Entdeckung, dass der Urmund nach seiner „Entstehung von einer Stelle des Eiäquators auf dem Eimeridian nach der gegenüberliegenden Stelle des Äquators durch die nach abwärts gekehrte weisse Hemisphäre läuft, ohne dass die Achse des Eies

sich bewegt" (23, III, p. 38) und weiterhin, dass das Centralnervensystem sich nicht nur gelegentlich bei abnorm gerichteten Eiern, sondern normalerweise auf der weissen Hemisphäre des Eies entwickelt (23, III, p. 47). Diese beiden Erscheinungen wurden von Roux auf Grund zahlreicher Experimente und seiner Entdeckung der Asyntaxia medullaris so erklärt, dass bei der Gastrulation „das Material zur Bildung der Medullarplatte jederseits durch seitliches Herabwachsen vom Äquatorrande aus auf die Unterseite der Eier geschoben wird und dass diese von beiden Seiten her einander entgegenwachsenden Platten unten in der Medianebene miteinander verschmelzen. Diese Verschmelzung findet successive und zwar in cephalokaudaler Richtung statt" (31, p. 701). Im Gegensatz zu Pflüger und Roux vertritt O. Schultze die Ansicht, dass „eine Verschiebung des Urmundes über die Unterseite des Eies nicht stattfindet", dass die Bewegungen des Urmundes „nur durch Rotationen des Eies um eine auf der Medianebene senkrechte Horizontalachse bedingt" seien (35, p. 26) und dass „das Matrial für das centrale Nervensystem und den Rücken des Embryo in der oberen protoplasmareichen Hemisphäre des Eies" liegt (35, p. 25). Der Gegensatz zwischen den beiden Auffassungen ist also so gross, wie O. Hertwig bemerkt, „dass Roux an diejenige Stelle der Eioberfläche die Kopfanlage verlegt, an welcher Schultze den Schwanz des Embryo entstehen lässt" (18, p. 425). Ich begnüge mich hier mit diesen wenigen Andeutungen über die Differenz zwischen Roux und O. Schultze, weil O. Hertwig vor kurzem erst diese Streitfrage besprochen hat (18, p. 425 ff.). Die Veranlassung, zu dieser Frage Stellung zu nehmen, liegt für mich lediglich in der Beziehung der Extraovate des Eies zu den Organbezirken des Embryo und zu den künstlich erzeugten Missbildungen desselben. Und da auch diese Dinge dem eigentlichen Zweck meiner Untersuchung ferner lagen, werde ich nur ganz kurz darauf eingehen.

## I. Die Bedeutung der Extraovate für die Frage der organbildenden Keimbezirke.

„Das Prinzip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält, und umgekehrt, ein jeder Keimscheibenpunkt in einem spätern Organ sich wiederfindet, nenne ich das Prinzip der organbildenden Keimbezirke" (His, 19b, p. 19). Ganz im Gegensatz dazu vertritt Pflüger die Auffassung, „dass dasselbe Organ aus sehr verschiedenen Teilen desselben Eies entstehen könne je nach der Lage, welche man künstlich der primären Achse des Eies aufzwingt, und dass ferner der Embryo in diesem je nach der Lage des Eies sich an sehr verschiedenen Orten entwickelt" (23, II, p. 616). Diese Theorie ist — neuerdings besonders von O. Hertwig (17, 16) — als die der „Isotropie" des Eies der der „organbildenden Keimbezirke" gegenübergestellt worden. Auf Grund seiner eigenen und der Born'schen Experimente (9) vertritt dagegen Roux (Roux, 29c, p. 309 ff. die Ansicht, dass die Isotropie des Dotters keine vollkommene, aber doch ein gewisses hohes Mass derselben erwiesen ist. Dementsprechend hat das Prinzip der organbildenden Keimbezirke für das ungeteilte Ei keine Geltung, mit der Furchung aber beginnt es eine feste Bedeutung zu erhalten; „und diese seine kausale und topographische Bedeutung wird mit dem Fortschreiten der Furchung eine immer speziellere, denn durch dieselbe werden verschiedenwertige der direkten Entwickelung dienende Idioplassonten mehr und mehr von einander geschieden und in typischer Anordnung lokalisiert" (29c, p. 310).

In Bezug auf diese Frage war Roux durch seine ersten Anstechversuche am Amphibienei zu dem Resultat gelangt, „dass die cirkumskripten Defekte der Eisubstanz häufig cirkumskripte Defekte oder cirkumskripte Verbildungen an dem sonst wohlgestalteten Embryo zur Folge hatten; zweitens zeigte sich,

dass wesentlich derselbe Effekt entstand, einerlei in welchem Stadium der Furchung die Verletzung vorgenommen war" (29, p. 458). Nach Verbesserung der Methode (Anwendung der Pflüger'schen Zwangslage und erhitzter Nadel [?]) erzielte er bestimmtere Resultate: Verletzung des schwarzen Pols ergab Defekt oder Narbe auf dem Bauche des Embryo; Zerstörung der ersten Anlage der Urmundslippe entsprach einem Bildungsdefekt im queren Gehirnwulst; verletzte er die Blastula oder die schon beginnende Gastrula seitlich am Äquator, so zeigte sich später ein Defekt annähernd in der Mitte eines Medullarwulstes u. s. w. (29, p. 700ff.). O. Schultze ist nun der Meinung, dass es gefährlich sei, aus „Missbildungen" so weitgehende Schlüsse auf normales geschehen zu ziehen, wie es Roux thut (29, p. 26). Er giebt einen Erklärungsversuch dafür, dass bei den (ersten!) Versuchen Roux's „trotz der an gleicher Stelle der in Furchung stehenden Eier vorgenommenen Verletzung dennoch der Defekt an verschiedenen Organteilen der aus den Eiern hervorgehenden Embryonen angetroffen wurde; Roux fand z. B. bei Anstich am schwarzen Pol des sich furchenden Eies die Abnormitäten teils am Kopf, teils in der Mitte des Medullarrohres, teils am Schwanz des Embryo" (34, p. 585). Den Grund sieht er darin, dass diese Eier in „Zwangslage" waren, für welche die Pflüger'sche Erfahrung gelte, dass bei abnorm gerichteter Eiachse die Organe auf solchen Teilen der Oberfläche des Eies auftreten, an welchen sie normalerweise sich nicht entwickeln. (34, p. 586). „Wenn nun Roux bei dem sich furchenden Ei Substanzaustritte durch Verwundung bestimmt lokalisierter Gegenden anbringt, so tritt in den meisten Fällen, wie ich mich gelegentlich selbst überzeugte, ein Teil der Substanz in den an den einzelnen Eiregionen in verschiedener Weite vorhandenen, von Perivitellin ausgefüllten Raum zwischen Dotter und Dotterhaut. Diese ausgetretenen Eimassen behindern aber natürlich das Ei in seinem Bestreben, sich im Laufe der Entwickelung in

der Gleichgewichtslage zu erhalten. Das Ei vermag die Rotationen, welche aus der in Bezug auf seine Oberfläche häufig wechselnden Lage seines Schwerpunktes normalerweise resultieren, nicht auszuführen und ist in seiner „Drehfähigkeit" behindert, d. h. es befindet sich in Zwangslage. Für diese gilt aber das obige von Pflüger nachgewiesene Gesetz. Da nun je nach der Grösse des Substanzverlustes und dem Grade der gestörten Drehfähigkeit die Zwangslage eine wechselnde ist, so erklärt es sich, dass bei den Roux'schen Stichversuchen die Lagerungsbeziehung der Organe zu der an ein und derselben Stelle des sich furchenden Eies angebrachten Verwundungen eine so verschiedene war, wie das oben angeführte Beispiel nach jedesmaliger Verletzung des schwarzen Pols zeigt" (34, p. 586).

Wie schon angedeutet, beziehen sich diese Einwendungen auf die ersten Versuche Roux's, denen meine eigenen insofern entsprechen, als die später zu behandelnden Extraovate den in normaler Eihülle rotierenden Eiern (meist vom Axolotl) durch einfache Verletzung appliziert waren, wie es mir für meine Zwecke am einfachsten und geeignetsten erschien. Obgleich es nun keinem Zweifel unterliegen kann, dass die von Roux später angewandte Methode zur Entscheidung der Frage über die Keimbezirke des Amphibieneies bei weitem vorzuziehen ist, bedürfen doch auch die früheren zum Teil abweichenden Resultate einer Erklärung. Denn wir kommen ja nicht dadurch weiter, dass wir Schwierigkeiten aus dem Wege gehen, sondern dadurch, dass wir sie zu verstehen und zu erklären suchen. Und dann haben die von O. Schultze hervorgehobenen Schwankungen in den Resultaten nach meiner Ansicht noch ein besonderes Interesse, weil sie einen weiteren Einblick in die Reparationsfähigkeit des Eies gewähren, worauf schon Roux ganz kurz aufmerksam gemacht hat ( 31, p. 699). Dass aber gerade das Studium dieser Fähigkeit zur Aufklärung des Widerspruchs zwischen „Isotropie" und „organbildenden Keimbezirken"

von grösster Wichtigkeit ist, kann nach Roux' Unterscheidung zwischen regenerativer (indirekter) und typischer (direkter) Entwickelung als sicher gelten. Ich teile nun zunächst einige Versuche nach dem Tagebuch mit. Es handelt sich bei denselben ausschliesslich um Eier von Siredon pisciformis (Axolotl). Von diesen Molchen besitzt das vergleichend-anatomische Institut in Jurjew (Dorpat) zahlreiche Pärchen, die zu sehr verschiedenen Zeiten ablaichten; ich habe Eier im Februar, März, April und Dezember erhalten. Die Eier wurden einzeln von den Wasserpflanzen genommen und in der früher beschriebenen Weise operirt. Die Verletzungen waren gross, weil ich grosse Extraovate und womöglich Doppelbildungen erzielen wollte. Bei den Operationen wurde aseptisch verfahren, die Eier wurden in abgekochtem Wasser gehalten, welches einmal täglich gewechselt wurde. In der Regel einmal täglich untersuchte ich die Eier und liess sie sonst ganz unberührt. Eine absolut sichere und genau lokalisierte Operation ist bei diesen Eiern sehr schwer, weil sie, wie schon O. Schultze sagt, blitzschnell rotieren, wenn einmal der Schwerpunkt verlagert wird. Von genauen Bestimmungen der Operationsstellen musste deshalb Abstand genommen werden und es wurde für die Verletzungen nur der „schwarze Pol" und „die Pigmentgrenze" selten auch der „weisse Pol" gewählt.

### a) Verletzungen am schwarzen Pol.

No. 61. Siredon p. 10./12. 1892, $4^{05}$, 2 Morulae, Extraovat $^1/_{32}$ und $^1/_4$. Am 11./12. $1^{09}$ ist das kleine Extraovat vom ersten Ei abgestorben; es hat sich ein sekundäres neben dem primären gebildet; beide Eier mit Extraovaten entwickelt. Am 15./12. sind am ersten Ei die Rückenwülste vereinigt, das weisse Extraovat liegt am Bauche (61,1); beim zweiten Ei (61,2) ist das Medullarrohr geschlossen, das Extraovat liegt ebenfalls am Bauch.

No. 62. S. p. Morula 10./12, $3^{55}$ angestochen, Extraovat klein

($^1/_{16}$). Am 11./12. haben sich Ei und Extraovat entwickelt, letzteres stark vergrössert ($^1/_8$!); am 12./12., $4^{00}$ findet sich neben dem grossen noch ein kleines Extraovat; 15./12., $4^{00}$ sind am Ei die Rückenwülste vereinigt, das Extraovat lebt, sitzt am Bauch; 16./12. $12^{45}$ sind am Ei die Ursegmente entwickelt, das Extraovat hat sich losgelöst.

No. 63. S. p. 10./12., $4^{40}$, Morula, Extraovat $^1/_8$; am 14./12. sind am Ei die Rückenwülste ausgebildet, das Extraovat lebt, sitzt am Bauch.

Nr. 67. S. p. 11./12., $11^{0'}$, 10 Morulae operiert. Zwei Eier (67a) wurden am nächsten Tage konserviert; beim Beseitigen der Gallerthülle lösen sich die Extraovate, an einem Ei 3, ab. Am 13./12., $1^{00}$ wurden 3 Eier (67d 1—3) mit den Extraovaten skizziert. Alle 3 Eier haben Medullarrinne und queren Gehirnwulst angelegt, das Extraovat liegt bei allen am Bauche, etwas seitlich rechts oder links. Am 15./12. hat sich bei 67d 3 das Extraovat abgelöst und liegt in dem Raum, den die Leibeskrümmung des Embryo herstellt; 67d 1 wurde am 17./12., $12^{30}$ konserviert, trägt eine Geschwulst ventral in der Nähe des Halses; 67d 2 am 18./12, $6^{30}$ konserviert, Geschwulst am Bauch; 67d 3 hat am 21./12. die Kiemen entwickelt, das Extraovat hat sich abgelöst und liegt als geschrumpfte höckerige Blase neben dem Embryo in der Eihülle; konserviert am 25./12. $11^{00}$ in Mixtur. Von den übrigen Eiern waren 2 am 13./12., also nach 50 Stunden konserviert worden (67b 1—2); 67b 1 ist in Fig. 13 dargestellt; das Extraovat ist vom dunkeln Pol nach dem Äquator verschoben. Zwei andere Eier (67c 1—2) waren am 14./12. so verunstaltet, dass die Körperform nicht zu erkennen war; das Extraovat war mehrfach, knollig; sie wurden konserviert am 14./12. $11^{00}$, die Extraovate lösten sich aber bei Beseitigung der Eihülle in Eau de Javelle ab. Ein Ei (Nr. 10) war gleich nach der Operation abgestorben.

Nr. 68. Siredon p. 11./12., $6^{45}$, zwei feinkörnige Morulae am

schwarzen Pol operiert, Extraovat klein. Am 14./12, $10^{50}$, haben beide Eier die Medullarwülste fast vereinigt, die Extraovate haben sich entwickelt und sitzen am Bauch, etwas seitlich; 15./12. Medullarrinne geschlossen, Extraovate seitlich am Bauch; 17./12., $12^{30}$ wurde 68,1 konserviert; das andere Ei war am 18./12., $6^{45}$, zu einem Embryo entwickelt, der auf Druck lebhaft durch Schlagen reagierte und eine Geschwulst am Bauch trug; er wurde konserviert und ist in Fig. 16 (68,2), dargestellt.

Nr. 69. S. p., 11./12., $6^{48}$, grobkörnige Morula am schwarzen Pol angestochen; Extraovat klein ($^1/_8$); 15./14., $11^{45}$, sind die Medullarwülste am Ei geschlossen, das Extraovat liegt seitlich am Bauch; konserviert 19./12.

Nr. 70. S. p. 11./12., $6^{48}$, feinkörnige Morula am schwarzen Pol angestochen. Am 14./12. sind am Ei die Medullarwülste fast geschlossen. Zwischen beiden Wülsten am Kopfende liegt das Extraovat; am 15./12., $11^{00}$, sind am Ei die Ursegmente sichtbar. Das Extraovat ist aus dem Spalt zwischen den Wülsten herausgedrängt worden und hängt durch einen dünnen Stiel seitlich mit dem Kopf zusammen. Das Extraovat sass also nicht auf dem Rücken, sondern seitlich und ventral an einem Medullarwulst; eine am 16./12., $4^{15}$, angefertigte Skizze zeigt das Extraovat an der linken Bauchseite, der äussere linke Rand reicht bis zum linken Medullarwulst, der rechte überragt die Medianebene des Bauches; es beträgt dem Volum nach $^1/_8$ des Eies, konserviert am 18./12., $10^{48}$, in Wasser von 80° C. Nach Entfernung der Gallerthülle zeigte sich bei genauer Untersuchung, dass der lange Stiel des Extraovats am Kopf, etwas seitlich, ventral, festgewachsen ist, wie es Fig. 17a u. 17b in dorsaler und ventraler Ansicht demonstriert.

Nr. 71. S. p., 12./12., $11^{00}$, 10 Blastulae am schwarzen Pol operiert, Extraovat $^1/_{15}$—$^1/_8$. Nachdem drei Eier in Verlust geraten waren, wurden am 15./12. die übrigen 7 entwickelt ge-

funden, bei vielen waren die Ursegmente deutlich. Die Extraovate waren meist durch einen langen Stiel mit dem Ei verbunden und so verlagert, dass der Ursprung schwer festzustellen war. Am 17./12., $12^{40}$, waren Eier zu Embryonen entwickelt und die genaue Untersuchung mit der Lupe zeigte den Ursprung des Extraovats bei 71, 1—2 am Bauch, 71, 3—4 seitlich am Bauch, 71, 5 seitlich und unten (ventral) am Kopf, 71, 6—7 unten (ventral) am Kopf. Bei 71, 1 war am 21./12., $10^{00}$ das Extraovat abgelöst und schwamm neben dem Embryo in der Hülle; konserviert am 23./12., $5^{00}$ (dargestellt in Fig. 19). Die übrigen Eier wurden am 18./2., $4^{00}$ konserviert; 71, 6 ist in Fig. 22 dargestellt (Acephalus!)

Nr. 72. S. p. 12./12., $10^{00}$, 7 Blastulae am schwarzen Pol mit dem Keilmesserchen weit geöffnet. Bei einigen entstand ein grosses Extraovat, bei anderen, die vielleicht schon weiter entwickelt waren, ein sehr kleines. Von den Eiern gingen bis zum 15./12. drei zu Grunde, bei einem vierten trat spurlose Verheilung ein. Zwei andere Eier entwickelten sich zu schwer difinierbaren Monstra, von denen eins ein gestieltes Extraovat seitlich am Rücken trug; das letzte war am 23./12. zu einem vollständigen Embryo ausgebildet, der unten und etwas seitlich am Halse eine Geschwulst besass.

Nr. 75. S. p. 12./12., $7^{15}$, 6 Blastulae am schwarzen Pol mit dem Keilmesser angestochen. Das Messer wird vorsichtig zurückgezogen und deshalb tritt das Eimaterial nur spärlich und allmählich aus. Am 15./12. wurden 2 Eier, deren Wunden ganz vertheilt waren, konserviert. Die genauere Besichtigung der Eier am 17./12., $4^{00}$, ergab, dass sie sich alle weiter zu mehr oder weniger vollkommenen Embryonen entwickelt hatten; 75, 1 zeigte einen Defekt am Halse unten, 75, 2 einen Wulst rechts seitlich am Halse, 75, 3 ein kugeliges Extraovat am Halse unten, 75 4—5 waren monströs mit (vielleicht entwickeltem) Extraovat am Bauche.

Nr. 89. S. p. 14./12., $5^{00}$, 10 Blastulae, die bis dahin in einem kühlen Raum mit 12° C. Temperatur gehalten waren, wurden mit dem Keilmesser am schwarzen Pol operiert und dann wieder in denselben kühlen Raum gebracht. Sie entwickelten sich bei der niedrigen Temperatur so langsam, dass am 20./12. erst bei den vorgeschrittensten die Ursegmente deutlich wurden. 89,1 hatte am 20./12., $1^{00}$, bei der Konservierung die Rückenwülste noch nicht ganz vereinigt und zeigte ein Extraovat am Bauch, 89,2 eine Geschwulst am Halse links, 89,3 einen Höcker an der rechten Seite des Bauches. Bei 5 Embryonen waren am 20./12, $1^{00}$, weder Defekt, noch Geschwulst bemerkbar, Regeneration und Entwickdlung sind also bei der niedrigen Temperatur langsam, aber ordnungsmässig verlaufen.

Von späteren im April 1893 angestellten Versuchen hebe ich noch als charakteristisch hervor Nr. 116. Siredon p., Morula, 19./3., $6^{00}$ am schwarzen Pol operiert. Am 21./3., $11^{00}$ fand sich das entstandene Extraovat nach abwärts verlagert, fast am Äquator des Eies, und der Urmund war schon ziemlich klein. Bei Konservierung des Embryo am 26./3. lag das Extraovat am Halse. Sodann hebe ich noch ein früher beschriebenes Präparat hervor. Eine am schwarzen Pol operierte Gastrula vom Axolotl (78,1) war scheinbar glatt geheilt, wies aber bei genauer Besichtigung einen Ektodermdefekt am Bauch auf (Fig. 5).

### b. Verletzungen an der Pigmentgrenze.

An der Pigmentgrenze operiert wurden Nr. Nr. 64, 65, 73, 76 mit zusammen 16 Eiern dieser Brut (Dezember 1892). Um nicht zu ermüden gebe ich die Protokolle nicht ausführlich wieder, sondern stelle die Resultate dieser Versuchsreihe in der nachfolgenden Tabelle zusammen. Dass in der Tabelle von den 16 operierten Eiern nur 9 Erwähnung finden, erklärt sich daraus, dass die übrigen abstarben oder undefinierbare Monstra lieferten. Diese Eier wurden hier, wie in anderen Fällen, unberücksichtigt gelassen.

### c) Verletzungen am Urmund.

Nr. 113. S. p. 21./3., $11^{00}$, Gastrula mit ziemlich kleinem Urmund am Urmundrande angestochen; es bildete sich an der Wundstelle ein kleines Extraovat. Am 26./3., $7^{60}$ waren Kopf und Schwanz des Embryo entwickelt und es zeigte sich ein Defekt an der Stelle des Afters.

### d) Kombinierte Verletzungen.

O. Schultze hat mehrfach vorhandene „natürliche Lokalisationsmarken" an Axolotl- und Froscheiern in scharfsinniger Weise zum Studium der Materialverschiebungen in den ersten Entwickelungsstadien erfolgreich verwandt (35). Ich habe einige Male experimentell zwei Marken in Form von Extraovaten an verschiedenen Stellen des Eies vom Axolotl hergestellt, einerseits um ebenfalls die Verschiebungen des Zellenmaterials zu beobachten, andererseits aber, um festzustellen, ob das Ei durch Extraovate in seiner Drehbarkeit behindert wird oder nicht.

Nr. 102. S. p. 26./2., 1893, $6^{00}$, zwei grobkörnige Morulae am schwarzen Pol und an der Pigmentgrenze angestochen. Das Extraovat an der letzteren (b) war am folgenden Tage nur wenig — ca. $10^{0}$ — abwärts verschoben, dasjenige des schwarzen Pols dagegen (a) war in derselben Zeit bei beiden Eiern um ca. $70^{0}$ abwärts gerückt und lag beim ersten Ei (102a) am nächstfolgenden Tage (28./2.) fast auf demselben Parallelkreise wie das Extraovat b und ca. $30^{0}$ links von demselben. Beim zweiten Ei (102b) lag nach 24 Stunden das Extraovat a dicht über b und nach 48 Stunden (28./2.) dicht neben ihm an der linken Seite. Nach dem 28./2. entwickelten sich die Eier nicht weiter.

Nr. 123. S. p. 27./3., $4^{15}$, drei grobkörnige Morulae am schwarzen Pol (a) und an der Pigmentgrenze (b) angestochen. Bei dem ersten Ei (123a) waren am 29./3. beide Extraovate ab-

wärts verschoben. Extraovat a liegt in der Mitte zwischen schwarzen Pol und Äquator, wurde also um etwa 45° abwärts verlagert; Extraovat b liegt neben dem schon ziemlich klein gewordenen Urmund und war nur um ca. 30° von der Ursprungsstätte entfernt. Letzteres Extraovat war am 30./3., $6^{00}$ bei Konservierung des Embryo, dessen Medullarwülste geschlossen waren, verschwunden. Das zweite Ei (123b) besass am 29./3. ebenfalls zwei Extraovate; Extraovat a war nur um etwa 20° vom Pol nach unten verlagert, das andere lag am Äquator fast an seinem Ursprungsort, war aber sehr klein und am folgenden Tage nicht mehr vorhanden. Das Ei hatte sich am 30./3. zu einem Embryo mit geschlossenem Medullarrohr entwickelt, wurde konserviert und zeigte nach dem Mikrotomieren das Extraovat a am Bauche (Fig. 8). Das dritte Ei besass am 29./3. ebenfalls zwei Extraovate, die in ähnlicher Weise verschoben waren, wie die beschriebenen. Es zeigte schon an diesem Tage Absterbungserscheinungen und entwickelte sich nicht weiter. An den beschriebenen Eiern machte ich Versuche über Drehbarkeit, indem ich die Gallerthülle zwischen zwei Fingern fasste und nun mit freiem Auge und mit der Lupe die Beweglichkeit beobachtete. Die beiden ersten Eier, die sich bis zur Konservierung am 30./3., $6^{c0}$, weiter entwickelten, drehten sich samt ihren Extraovaten in der Gallerthülle, wenn auch nicht so schnell, wie normale Eier; das dritte absterbende Ei drehte sich nicht. Ich stelle nun zunächst die mitgeteilten Versuchs-Resultate in einer Tabelle zusammen.

## Beziehung zwischen Verletzungsstelle des Eies und Lage des Extraovats beim Embryo (Siredon pisciformis).

| Operation am schwarzen Pol | Extraovat | Operation an der Pigmentgrenze | Extraovat | Andere Operationen |
|---|---|---|---|---|
| 61, 1—2 Morula, grosszellig | am Bauch | 64, 1 Morula, grosszellig | am Schwanze oben | Nr. 113 Verletzung des schon kleinen Urmundes einer Gastrula, die einen Defekt an Stelle des Afters beim Embryo zur Folge hatte. |
| 62 Morula, grosszellig | „ | 64, 2 Morula, grosszellig | am Rücken | |
| 63 Morula, grosszellig | „ | 65, 1 Morula, grosszellig | „ | |
| 67 d 1—3 Morula, grosszellig | „ | 65, 2 Morula, grosszellig | „ | |
| 68, 1—2 Morula, kleinzellig | „ | 65, 3 Morula, grosszellig | am Bauche (!) seitlich | |
| 69 Morula, grosszellig | am Schwanz unten seitlich | 73, 1 Blastula | am Schwanze oben links | Nr. 102 u. 123 — 5 grosszellige Morulae am schwarzen Pol und an der Pigmentgrenze operiert. Das Extraovat vom schwarz. Pol verschiebt sich bis zu 70° abwärts, das an der Pigmentgrenze nur bis zu 30°. |
| 70 Morula, kleinzellig | am Halse seitl. | 73, 3 „ | am Schwanze oben rechts (Defekt) | |
| 71, 1—2 Blastula | am Bauch | | | |
| 71, 3—4 „ | am Bauch seitlich | 73, 4 „ | am Bauche (!) seitlich | |
| 71, 5 „ | am Halse seitl. | 76, 1 „ | am Schwanze links seitlich | |
| 71, 6—7 „ | am Halse | 9 | | 6 |
| 72, 3 „ | am Rücken (!) seitl. gestieltes Extraovat (Monstrum!) | | | |
| 72, 5 „ | am Halse seitl. | | | |
| 75, 1 „ | am Halse (Defekt) | | | |
| 75, 2 „ | am Halse rechts | | | |
| 75, 3 „ | am Halse | | | |
| 75, 4—5 „ | am Bauch | | | |
| 89, 1 „ | „ | | | |
| 89, 2 „ | am Halse links | | | |
| 89, 3 „ | am Bauche rechts | | | |
| 116 Morula | am Halse | | | |
| 78, 1 beginnende Gastrula | am Bauche | | | |
| 30 | | | | |

Auf Grund vorstehender Tabelle versuche ich nun die Ergebnisse der Experimente zu erörtern und allgemeinere Schlüsse aus denselben zu ziehen.

Die 30 Operationen am schwarzen Pol des Eies ergaben in 29 Fällen ein **ventral** am Halse, Bauche oder Schwanze gelegenes Extraovat[1]); nur einmal wurde bei einem monströs entwickelten Embryo (72, 3) ein gestieltes Extraovat seitlich am Rücken gefunden. Wie der Bericht des Tagebuches lehrt (p. 365), waren die Blastulae dieses Versuches mit dem Keilmesserchen am schwarzen Pol so weit geöffnet worden, dass nur bei einer derselben Verheilung eintrat, dass drei gleich zu Grunde gingen, zwei zu unförmlichen Monstra wurden und nur eins zu einem vollständigen Embryo mit Geschwulst am Halse seitlich heranwuchs. Es kann demnach diese Ausnahme kaum in Betracht kommen, sie wurde aber erwähnt, weil sie lehrt, dass unter abnormen Bedingungen auch abnorme Bildungen entstehen können.

Aus den neun Operationen an der Pigmentgrenze resultierten sechs **dorsal** am Rücken oder Schwanze gelegene Extraovate, in einem Falle ist im Tagebuch die Lage nur als „am Schwanze links seitlich" bezeichnet (76, 1) ohne weitere Bestimmung, ob dorsal oder ventral, und in zwei Fällen befanden sich die Extraovate seitlich am Bauche. Das Ergebnis dieser Versuche ist also — von der geringeren Zahl derselben abgesehen — schwankender, als das der vorher mitgeteilten und die Ursache liegt nahe: während es verhältnismässig leicht ist, den

[1]) Schon in seinem 5. Beitrage zur Entwickelungsmechanik des Embryo (1888) gelangte Roux durch Anstichversuche mit nicht erhitzter Nadel zu einem ganz entsprechenden Resultat. Er sagt in der Anmerkung (29a p. 33): „Hinsichtlich der topographischen Beziehungen der Teile des Eies zu denen des Embryo ist es von Interesse, dass, wenn der Stiel des Extraovates mit dem Ei, bezw. Embryo in Verbindung blieb und der Anstich an der schwarzen, obern Hemisphäre erfolgt war, dann dieser Stiel später auf der ventralen Seite des Embryo sass."

schwarzen Pol und seine nächste Umgebung bei den Operationen an diesen Eiern sicher zu treffen, machen die schnellen Rotationen der Axolotleier ein sicheres Operieren an der Seite sehr schwer, wovon man sich durch einfaches Probieren leicht überzeugen wird. Man wird also nicht fehl gehen, wenn man das durch die überwiegende Mehrzahl der Fälle (6) erlangte übereinstimmende Resultat als das der Wahrheit entsprechende ansieht und die abweichenden Fälle (2 resp. 3) auf die Fehler der Methode zurückführt. Das wichtige Ergebnis dieser Experimente sehe ich also darin, dass Verletzungen an der Pigmentgrenze Extraovate oder Defekte an der dorsalen Seite des Embryo zur Folge haben.

Die wenigen anderen Operationen bedürfen keiner besonderen Besprechung für die hier zu berührende Frage, da ihr Resultat mit dem der andern Versuchsreihen in Einklang steht.

Die Frage nun, auf die es hier ankommt und die im Eingange genauer diskutiert wurde, ist die über organbildende Keimbezirke überhaupt und über die Verteilung des Keimmaterials am Amphibienei insbesondere. In Bezug auf letzteren Punkt muss ich mich auf Grund meiner Experimente dahin aussprechen, dass die von Pflüger, Roux und neuerdings O. Hertwig vertretene Anschauung, nach welcher das Centralnervensystem beim Amphibienei sich normalerweise auf der weissen Hemisphäre entwickelt, die richtige ist und dass die von Roux (p. 701), dem sich O. Hertwig anschliesst (18, p. 427), gegebene Erklärung für die Bildung des Urmundes und der Medullarplatte die Ergebnisse der Anstichversuche allein richtig erklärt.

Dass die von mir angewandte Methode grosse Mängel hat, muss freilich zugestanden werden, und insofern ist die Skepsis von O. Schultze berechtigt. Der Hauptmangel ist der, dass die Extraovate die Drehbarkeit des Eies, die zur normalen Entwickelung gehört, beeinträchtigen. Dass aber, wie O. Schultze

meint, das Ei sich in Zwangslage befindet und Rotationen überhaupt nicht ausführen kann, glaube ich nicht. Aus meinen kombinierten Anstichversuchen muss ich schliessen, dass die Extraovate unabhängig von einander ihre Lage am Ei verändern, d. h. dass sie sich trotz der umgebenden Dotterhaut auf der Oberfläche des Eies verschieben können. Das folgt daraus, dass z. B. das Extraovat a vom schwarzen Pol um ca. 70°, das von der Pigmentgrenze b nur um ca. 10° nach abwärts verschoben war. Daraus muss man schliessen, dass die Dotterhaut mit der innersten Hüllschicht (O. Schultze) trotz ihrer Festigkeit doch nachgiebig genug ist, um ohne Zerreissung eine sehr langsame Verschiebung der Extraovate resp. des Eies innerhalb dieser Hülle zu ermöglichen. Dazu kommt noch die makroscopisch leicht sichtbare Drehbarkeit des Eies mit den Extraovaten und der Dotterhaut in der mittleren resp. äusseren Hüllschicht. Ein Blick auf Figur 3, 4, 6, 7 und Figur 19 wird leicht darthun, in welcher Weise diese Verschiebungen und Drehungen vor sich gehen können. Wenn ich O. Schultze recht verstehe, hat er ähnliche Verschiebungen auch bei seinen natürlichen Lokalisationsmarken gesehen. Diese bestanden öfter (31, p. 16 ff., 9a, 11a, 18a, 20a, 77) aus „knopfförmigen Prominenzen", die sich wohl nur durch ihre geringe Grösse von Extraovaten unterscheiden und werden nach O. Schultze's Beobachtungen mehr oder weniger verschoben, zuweilen (18a) auch abgeschnürt.

Ich ziehe aus dem Mitgeteilten den Schluss, das Extraovate zwar die Beweglichkeit des Eies beeinträchtigen und deshalb häufig ein Absterben des Eies veranlassen, dass sie aber doch selber einer langsamen Verschiebung fähig sind und dadurch auch dem Ei unter günstigen Umständen die Herstellung des stabilen Gleichgewichts und damit die weitere Entwickelung ermöglichen. Diese Materialverlagerungen in Ei und Extraovat erfordern Zeit und daran liegt es, dass operierte Eier, wie schon

Roux beobachtete, sich langsamer entwickeln, als normale Kontrolleier.

Welches sind nun aber die Ursachen der Verlagerungen, die an den Extraovaten beobachtet werden?

Die erste Ursache muss in der Verschiebung von Zellen gesucht werden, auf welche im Eingange verwiesen wurde. Sie hat ihren Grund in der stärkeren Zellproduktion am schwarzen Pol, wie Götte, O. Hertwig und O. Schultze ausführlich auseinandersetzen, und ist deshalb im allgemeinen nach unten gerichtet. Für die Entwickelung ist dieser Vorgang so wichtig, dass Rauber in der Zellenwanderung und Zellenverschiebung eine der vier Grundfunktionen (Zellenvermehrung, Zellenvergrösserung, Zellenwanderung, Zellendifferenzirung) der ontogenetischen Entwickelung sieht (24, p. 17). Sie bleibt nicht auf die oberflächliche Ektodermschicht beschränkt, sondern erstreckt sich — wohl mit abnehmender Intensität — auch auf die centraler gelegenen Elemente und es ist deshalb verständlich, dass ein die ganze Dicke der Eiwand durchsetzendes Extraovat in die langsam aber unwiderstehlich wirkende Flut hineingezogen wird. Dass dabei diese Verschiebungen von Zellen nicht gleichmässig auf der ganzen Oberfläche des Eies geschehen, folgt aus den Beobachtungen von O. Schultze.

Eine weitere und wahrscheinlich stärker wirkende Ursache für die Verlagerungen der Extraovate aber muss ohne Zweifel in der Schwerkraft gesucht werden. Sie wirkt nicht nur auf das Ei, sondern auch auf das ausgetretene Eimaterial des Extraovats und wird durch stetigen Zug eine ausgiebigere Verlagerung dieser Gebilde herbeiführen können, als die Zellverschiebungen es vermögen. So bin ich z. B. der Ansicht, dass die starke Verschiebung des Extraovats in Fig. 13 vom schwarzen Pol zum Urmund vorzugsweise eine Wirkung der Schwerkraft ist, denn aus Beobachtungen von Roux und O. Schultze muss man schliessen, dass normalerweise eine so starke Materialver-

schiebung durch Zellenwucherung an dieser Stelle und in diesem Stadium der Entwickelung nicht vorkommt. Die Wirkung der Schwere aber wird wieder durch die Grösse und Form der Extraovate bestimmt, denn es ist ohne weiteres klar, dass sie sich bei einem gestielten Extraovat viel energischer bethätigen kann, als bei einem mit breiter Basis der Eiwand aufsitzenden.

Es ist demnach die definitive Lage eines Extraovats beim ausgebildeten Embryo ein Produkt aus vielen Faktoren. Zellverschiebungen durch ungleich starke Zellvermehrung an einzelnen Stellen des Eies, Wirkung der Schwerkraft auf das Ei und andererseits — oft im entgegengesetzten Sinne — auf das Extraovat, verschiedene Stärke dieser Wirkung je nach Grösse, Form und Lage des Extraovats — das sind die wesentlichen Komponenten, die hier in Betracht kommen und durch deren Variation zahllose Komplikationen hergestellt werden können. Nimmt man nun noch dazu die regenerativen Vorgänge, auf die schon Roux nachdrücklich verweist (31, p. 699, 701), so wird man sich nicht wundern, dass die durch Verletzung einer und derselben Stelle des Eies erzeugten Extraovate in ihrer Lage am Embryo so variieren, wie es die obige Tabelle lehrt und wie schon Roux und O. Schultze berichteten. Wenn nun trotzdem die überwiegende Mehrzahl der Experimente beweist, dass Verletzungen des schwarzen Pols Extraovate ganz allgemein am ventralen, Verletzungen der Pigmentgrenze solche am dorsalen Teil des Embryo hervorrufen, so darf man um so mehr schliessen, dass der schwarze Pol — wieder ganz allgemein gesprochen — zur Bauchseite, der weisse zur Rückenseite des Embryo wird.

Durch diese Erkenntnis ist für die allgemeine Frage der organbildenden Keimbezirke zwar nicht viel, aber doch etwas gewonnen, Wenn man bedenkt, dass wir auf diesem schwierigen Gebiet im Dunkeln tappen, in dem jeder Fehltritt in die Irre führt, so wird man das mitgeteilte Resultat, welches

dem von Pflüger und Roux gewonnenen entspricht, nicht unterschätzen. Während es Chabry (11) gelang, bei seinem einfacher gebauten Objekt (Ascidienlarve) durch die Eliminationsmethode diejenigen Zellen zu bestimmen, die dem Auge, dem Otolithen, den Haftpapillen u. s. w. den Ursprung geben, sind wir bei den Eiern der höheren Tiere von diesem Ziele noch himmelweit entfernt. Hier sind unsere Eingriffe unendlich roh und es passt auf sie immer noch Roux' Vergleich derselben mit dem Einwurf einer Bombe in eine neu gegründete Fabrik, um aus der Änderung der Produktion und dem Verlauf der weiteren Entwickelung der Fabrik nach der angerichteten Zerstörung einen Rückschluss auf ihre innere Organisation zu machen. Roux hat aber durch seine verbesserte Methode schon einen erfolgreichen Anfang zur genaueren Bestimmung der organbildenden Keimbezirke auch beim Amphibienei gemacht. Er hat das Zellenmaterial für den queren Gehirnwulst, für die Medullarwülste, für den Schwanz u. s. w. experimentell nachgewiesen (31, p. 700 ff.) und wir dürfen von einer speziell auf diesen Zweck mit seiner Methode — die wohl der im Wiener Referat mitgeteilten entspricht (?) — gerichteten Untersuchung weitere Aufschlüsse erwarten.

Aus meinen Mitteilungen über die Extraovate ergiebt sich ein weiterer Beleg für die Regenerations- oder besser allgemeiner gesagt Reparationsfähigkeit des Eies.

Durch die Schwere des Extraovats wird die Gleichgewichtslage des Eies alteriert, aber es passt sich dieser Störung an und entwickelt sich doch weiter. Die Schwerkraft verlagert auch das Extraovat und trotzdem geht die Entwickelung vorwärts. Es müssen also hier ganz in der Stille Verschiebungen und von der ursprünglichen Bestimmung abweichende Verwendungen von Zellen vorkommen, die auf eine Regeneration durch Umlagerung und Umdifferenzierung von Zellen (Roux) hinweisen.

## II. Die Beziehung der Extraovate und Defekte zu künstlichen Missbildungen.

Seitdem die grosse zusammenstellende Arbeit von Dareste (12) über die künstliche Erzeugung von Monstrositäten erschienen ist (1877), haben die Untersuchungen zahlreicher Forscher uns weitere Aufschlüsse über diese Dinge gebracht. Da dieses Kapitel und seine Litteratur in jüngster Zeit zusammenhängend von Rauber (24), L. Gerlach (15a), Ahlfeld(1), Klaussner (21) und O. Hertwig (18) bearbeitet wurde, so sehe ich von Litteraturangaben zur Einführung ganz ab und citiere nur gelegentlich einige einschlägige Arbeiten.

Schon in seinem ersten Beitrage zur Entwickelungsmechanik des Embryo erzielte Roux durch seine Anstechversuche eine Anzahl typischer Missbildungen beim Frosch. Durch Aufschlitzen einer der vier Furchungszellen des zweimal geteilten Eies erhielt er einen deutlichen Acephalus (29, p. 445); durch Anstechen an der schwarzen Hemisphäre nach dem Auftreten der vierten Furche bekam er eine eigenartige Missbildung mit Entwickelung bloss einer Antimere, die er Hemicormus lateralis nennt (29, p. 452); Aufschlitzen der Gegend der künftigen Rückenfurche lieferte eine Duplicitas posterior (29, p. 471) u. s. w. Weitere Missbildungen und zwar Halbbildungen erhielt er dann durch die bekannten Versuche über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln (29a), und endlich erzeugte er durch Anstechen einer Furchungskugel des Zweizellenstadiums, wonach sowohl die unverletzte Zelle als auch das Extraovat der verletzten je eine Gastrula lieferten, eine Doppelbildung (28). Durch die Versuche von Roux wurde bewiesen, dass Missbildungen bei Amphibien, über deren seltenes natürliches Vorkommen nur die wenigen Angaben von Born (6, 7, 8), Bruch, Braun (beide citiert bei Klaussner, p. 41—42) und Klaussner (21,

p. 42) vorliegen, auch experimentell erzeugt werden können. Ich habe solche Erfahrungen bei meinen Experimenten ebenfalls gemacht und gebe einen kurzen Bericht darüber.

In dem vorhergehenden Aufsatz habe ich schon mitgeteilt, dass die durch Verletzung des Eies entstehenden Extraovate unter gewissen Umständen vergängliche Deformitäten oder auch länger bleibende Verbildungen am Embryo zur Folge haben können. In den Figuren 8, 9, 10, 14, 15, 17, 18 erscheinen dieselben als Anhängsel des Embryo, die wohl von dem heranwachsenden Tiere über kurz oder lang abgeschüttelt worden wären; sie bilden Geschwülste von ganz charakteristischem Bau, der sich einfach so erklären lässt, dass die Extraovate bei ihrer Entwickelung auf dem Stadium der Blastula und vielleicht beginnenden Gastrula stehen geblieben sind. Über den feineren Bau derselben habe ich früher schon Angaben gemacht, auch erwähnt, dass sich Mesoderm in denselben nicht nachweisen liess. Immerhin muss es aber als durchaus möglich und sogar wahrlich gelten, dass solche Geschwülste unter Umständen sich länger erhalten und auch vaskularisiert werden können, sobald einmal das Gefässsystem sich überhaupt ausbildet. Das in Fig. 16 vorgeführte Extraovat ist durchaus ungestielt und bildet einen grossen Teil der Halsregion am Embryo. Die Möglichkeit des Abschüttelns kann hier ausgeschlossen werden; die Geschwulst hätte also mit dem durchaus kräftigen Embryo weiter persistieren können.

In anderen Fällen entstehen durch die Verletzungen Defekte am Embryo, die als typische Missbildungen auftreten können. Dahin gehört die vielberufene Spina bifida, über deren natürliches Vorkommen bei Amphibienembryonen jüngst O. Hertwig eine sehr sorgfältige und eingehende Untersuchung angestellt hat. Nach unserer jetzigen Kenntnis, die wir in erster Linie Roux verdanken, können wir dieselbe auffassen als geringeren Grad der Asyntaxia medullaris (Roux), bei

welcher die normale Vereinigung der beiden Seitenhälften „der Medullarplatte vom Äquatorrand der Blastula her und damit auch die Vereinigung dieser beiden Hälften in der Medianlinie auf der Unterseite ausgeblieben ist" (Roux 31, p. 700). Im Anschluss an Roux und mit genauerer Präcisierung einer ähnlichen Auffassung von v. Recklinghausen spricht sich O. Hertwig dahin aus, dass diese Missbildung „in einer Hemmung besteht, welche der Verschluss des Urmundes erfährt" (O. Hertwig, 18, p. 423). Eine solche Spina bifida ist in Fig. 21 dargestellt. Über ihre experimentelle Darstellung sagt das Tagebuch: No. 122. Siredon pisciformis, 27./2. 1893, $4^{00}$, eine Furchungskugel des Vierzellenstadiums bei 12 Eiern angestochen. Am 2./3. waren bei zwei der Embryonen Defekte am Schwanzende bemerkbar und bei der Konservierung und genaueren Besichtigung am 4./3., $4^{00}$, zeigten beide eine Spina bifida. Von den übrigen Eiern waren vier abgestorben, sechs hatten sich zu vollkommenen Embryonen entwickelt, die nur kleiner waren als normale. Fig. 21 zeigt die hinten nicht zur Vereinigung gelangten kaudalen Partien der Medullarwülste mit zugehörigen Ursegmenten und zwischen ihnen den nicht überwachsenen Teil des Urmundes (vgl. O. Hertwig, p. 18, Tafel XVI, Fig. 11, 12, 17, 18, 19 ff).

Über die experimentelle Herstellung einer anderen Spina bifida, die in Fig. 20a dargestellt ist, habe ich im vorigen Aufsatz berichtet (p. 342). Fig. 20 zeigt die Operationsstelle über dem Urmund in der Dorsalplatte. Die Excision erzeugte einen Materialdefekt, so dass die Vereinigung der seitlichen Hälften der Medullarplatten an dieser Stelle unterblieb. Bei einer Gastrula dieses Stadiums sind also die Materialien für die einzelnen Organe schon soweit geschieden, dass man durch operative Eingriffe ganz bestimmte Defekte und Missbildungen erzielen kann.

Dies wird weiterhin bewiesen durch die Operation, deren Ergebnis in Fig. 23a und 23b vorgeführt wurde. No. 120. S.

p. 21./3., $6^{30}$, zwei Gastrulae oben in der „Rückenrinne" (O. Hertwig) operiert. Am 25./3., $6^{30}$, wurden beide konserviert; der eine Embryo besass einen Defekt an der Seite des Kopfes, war aber sonst gut ausgebildet, der andere zeigte die in Fig. 23a und 23b veranschaulichte Deformität des Kopfes, die man nach Foerster (15, p. 58) als Mylacephalus bezeichnen kann.

Eine ähnlich starke Missbildung des Kopfes entstand bei der Operation No. 71, die früher schon ausführlich mitgeteilt wurde. Von den 10 Axolotl-Blastulae, die am schwarzen Pol verletzt wurden, produzierte eine den Embryo 71, 6, der an Stelle des Kopfes eine runzelige Blase, das veränderte Extraovat, aufwies. Da der übrige Körper gut entwickelt ist, habe ich diese Missbildung als Acephalus bezeichnet (Fig. 22).

Den Roux'schen Fundamentalversuch über das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies bestätigt für das Ei vom Axolotl Versuch No. 125. S. p. 28./3. 1893, $11^{00}$. Eine Furchungskugel des Zweizellenstadiums angestochen (4 Eier). Von den vier Eiern „gingen drei zu Grunde, aus dem vierten entwickelte sich ein Hemiembryo dexter" (2, p. 497).

Ein merkwürdiges Beispiel von Anpassungsfähigkeit eines Embryo an eine erzwungene Deformation, die schon Roux konstatierte (29, p. 516), erlebte ich bei dem Versuch No. 87. S. p. 14./12. 1892, $4^{45}$. Eine Gastrula wurde bei einem Anstichversuch zufällig so gedrückt, dass sie eine vollständige Sanduhrform annahm, an deren unterer Ausbauchung gerade am Ende der Längsachse der Urmund lag. Am 16./12., $7^{00}$ hat sich ein vollständig normaler Embryo mit Kopf, Schwanz, Ursegmenten und Kiemenwülsten gebildet, der sich aber durch ausserordentliche Schlankheit von einem normalen Tiere unterschied.

Für die allgemeine Pathologie sind sodann die Beobachtungen über Intraovate, die ich im vorigen Aufsatze mit-

teilte, von Interesse (p. 339 ff.). Es handelt sich bei denselben um losgerissene Zellkomplexe der Eiwand, die in das Innere des Eies verlagert werden und noch durch eine Brücke mit der Ursprungsstelle in Verbindung stehen, oder auch ganz isoliert sind. Es ist damit eine experimentelle Grundlage für das Verständnis der Entstehung von Dermoiden und anderen kongenitalen Geschwülsten gegeben, wenn auch nicht behauptet werden soll, dass in den vorliegenden Experimenten eine solche Geschwulst wirklich geschaffen war. Auf „Geschwulstkeime" hat schon Roux (29a, p. 65) hingewiesen und sie auch durch eine Zeichnung (Tafel II, Fig. 4, J.) veranschaulicht; er hat ferner diese Frage und die einschlägigen Versuche von W. Zahn (38), G. Leopold (22) und E. Fischer diskutiert, so dass ich mich in Bezug auf diesen Punkt kurz fassen kann.

Aus meinen Versuchen geht hervor, dass die Intraovate nicht gleich absterben, sondern lebendig bleiben — wie lange, muss dahingestellt bleiben! — und eine Art Entwickelung (Morula, Fig. 12c) durchmachen, wie ihre Vettern, die Extraovate. Nach allgemeiner Ansicht der pathologischen Anatomen müssen Dermoide so entstehen, wie es die Intraovate demonstrieren. Denn diese „sind wahrscheinlich weiter entwickelte, verirrte Keime des äusseren Keimblattes, welche in einer frühen Entwickelungsperiode schon dahin geraten sind, wo sie sich später entwickeln" (39, p. 265). „Bei diesen Formen (der Dermoide) können wir alle möglichen Übergänge von offenen Einstülpungen der äusseren Haut, wie sie nicht selten am Halse als spalt- oder fistelartige Dermoide vorkommen, bis zu solchen, welche nur sehr enge Kommunikationen mit der Haut besitzen und endlich solche, die vollständig abgeschnürt sind, nachweisen, wie dies zuerst von Heschl ausgeführt wurde" (Klebs, die allgemeine Pathologie, Jena, 1889, p. 806). „Dass solche Dermoide nicht nur in den Eiern der Säugetiere, sondern auch in den nahrungsdotterreichen Eiern, z. B. der Vögel, gelegentlich

gebildet werden, ist bekannt. Ich führe hier einen von mir selber beobachteten Fall an. Mir wurde im Winter 1889 in Dorpat ein fleischiger Körper von der Grösse und Gestalt eines Gänseeies gebracht, der soeben in einer Gans beim Herausnehmen der Eingeweide in der Bauchhöhle nahe der Leber festgewachsen gefunden worden war. Man hielt das Gebilde seiner Form wegen für ein „Ei, welches nicht hatte gelegt werden können". Beim Aufschneiden dieses Körpers erwies sich derselbe als eine Dermoidcyste, die innen ganz mit Federn erfüllt war; die Federn sassen fest im Innern der Wand, die sich als aus Haut bestehend darthat" (Barfurth, 4, p. 177—178). Doppelbildungen, wie sie jüngst Driesch (13, 14) experimentell herstellte, habe ich bei meinen Versuchen nicht beobachtet.

## Ergebnisse.

1. Nach Verletzung des schwarzen Pols am Ei von Siredon pisciformis findet man am Embryo ein **ventral** gelegenes Extraovat; nach Verletzung der Pigmentgrenze liegt dasselbe **dorsal** (Roux).
2. Die Beobachtung der Extraovate, besonders mehrfacher durch kombinierte Verletzung gewonnener, zeigt, dass dieselben einer Verlagerung fähig sind.
3. Diese Verlagerung resultiert aus den Materialverschiebungen der Eiwand durch stärkere aktive Zellwucherung am schwarzen Pol (Götte, O. Hertwig, O. Schultze) und aus der Wirkung der Schwerkraft auf das Ei und auf das Extraovat; sie steht im Zusammenhang mit regenerativen Vorgängen im Ei.
4. Durch Operationen an der Morula, Blastula und Gastrula lassen sich Geschwülste von bestimm-

tem Bau, typische Defekte und Bildungshemmungen hervorbringen.

5. Die „Intraovate" zeigen, dass man experimentell Zellkeime in das Innere des Eies verlagern kann, wie wir sie für die Bildung gewisser Geschwülste (Dermoide) voraussetzen müssen.

6. Die durch Operationen an der Morula, Blastula und Gastrula mit Extraovaten behafteten Eier lieferten keine Doppelbildungen.

# Litteraturverzeichnis.


1. Ahlfeld, Die Missbildungen des Menschen. Leipzig, 1880, 1882.
2. Barfurth, D., Halbbildung oder Ganzbildung von halber Grösse? Anatomischer Anzeiger 1893. pag. 493—497.
3. — Bericht über Regeneration für 1891 (3 a) und 1892 (3 b). Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte.
4. — Extraovat und Intraovat. Sitzungsberichte der Dorpater Naturforschergesellschaft, 1892, pag. 173—178.
5. — Versuche über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien. Vortrag, gehalten auf der Versammlung der Anatomischen Gesellschaft in Göttingen 1893.

5a. — Zur Regeneration der Gewebe. Archiv für mikr. Anatomie. 37. Bd.

6. Born, G., Über Doppelbildungen beim Frosch und deren Entstehung. Breslauer ärztliche Zeitschrift, 1882. Referat eines Vortrages.
7. — Breslauer ärztliche Zeitschrift. Verhandlungen der med. Sektion der schles. Ges. für vaterl. Kultur. Sitzung am 30. Juni 1882. Unter 3000 Eiern von Rana esculenta, von denen sich kaum $^2/_3$ entwickelt hatten, fand er 12 ausgeprägte Doppelembryonen, alles duplicitas anterior.
8. — Eine Doppelbildung von Rana fusca, Zoologischer Anzeiger 1881.
9. — Biologische Untersuchungen. 1. Über den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv für mikrosk. Anatomie. 24. Bd. pag. 475—545.
10. — Erste Entwickelungsvorgänge; Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte. 1891. Wiesbaden, 1892.
11. Chabry, L., Contribution à l'embryologie normale et tératologique des ascidies simples. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1887. pag. 167 ff.
12. Dareste, C., Recherches sur la production artificielle des monstruosités. Paris, 1877.
13. Driesch, H., Entwickelungsmechanische Studien. I. Mitteilung. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, 53. Bd. pag. 160 ff.

14. Driesch, H., Entwickelungsmechanische Studien. II. Mitteilung. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 55. Bd. pag. 1 ff.
15. Foerster, A., Die Missbildungen des Menschen. Jena, 1861.
15a. Gerlach, L., Die Entstehungsweise der Doppelmissbildungen bei den höhern Wirbeltieren. Stuttgart, 1882.
16. Hertwig, O., Experimentelle Untersuchungen über die ersten Teilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Sitzungsberichte der königl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Sitzung der physikal.-mathemat. Klasse vom 18. Mai 1893.
17. — Ältere und neuere Entwickelungstheorien. Rede, Berlin, 1892.
18. — Urmund und Spina bifida. Archiv für mikroskop. Anatomie, 39. Bd. pag. 353—503.
19. — Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbeltiere. Mit 19 Tafeln. Jena, 1883.
19a. His, W., Die Lehre vom Bindesubstanzkeim. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abteilung 1882.
19b. — Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig, 1874.
20. Kastschenko, H., Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos. Anatomischer Anzeiger, 1888, pag. 445.
21. Klaussner, F., Mehrfachbildungen bei Wirbeltieren. München, 1890.
22. Leopold, G., Experimentelle Untersuchungen über die Ätiologie der Geschwülste. Mit 13 Tafeln. Virchow's Archiv, 85. Bd., pag. 283 ff.
22a. Nussbaum, M., Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mitt. Archiv für mikroskop. Anatomie. 26. Bd. 1886.
23. Pflüger, E., Über den Einfluss der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen. I. Mitteilung. Pflüger's Archiv Bd. 31, pag. 311 ff. II. Mitteilung. 32. Bd., pag. 1 ff. III. Mitteilung. 34. Bd., pag. 607 ff.
24. Rauber, A., Formbildung und Formstörung in der Entwickelung von Wirbeltieren. Morpholog. Jahrbuch. 5. und 6. Bd. Mit Tafel 39—41 in Bd. 5.
25. Roux, W., Zur Frage der Achsenbestimmung des Embryo im Froschei Biologisches Centralblatt, 1888.
25a. — Über die Entwickelung des Extraovats der Froscheier. Jahresbericht der Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1889. Autoreferat in Hermann und Schwalbe, Jahresbericht, 1890. 18. Bd., pag. 605—606.
26. — Über die Selbstordnung der Furchungszellen. Bericht des naturwissenschaftl.-medizin. Vereins zu Innsbruck. Bd. 21, 1893. I., II., III. Mitteilung.
27. — O. Schultze, Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. Biolog. Centralblatt, 1887.
28. — Über das entwickelungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Referat auf der 6. Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Wien 1892.
29. — Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. 1. Zeitschrift für Biologie, 21. Bd. 1885. pag. 411—526.

29a. — Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. 5. Virchow's Archiv, Bd. 114, 1888.
29c. — Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. Nr. 7. Merkel und Bonnet, Anatomische Hefte, Februar 1893.
30. — Kritik der Arbeiten von O. Schultze über die Medullarplatte des Froscheies. Hermann und Schwalbe, Jahresbericht 1889, pag. 610—611.
31. — Über die Lagerung des Materials des Medullarrohrs im gefurchten Froschei. Anatom. Anzeiger 1888, pag. 697.
32. Rückert, Diskussion in der 2. Sitzung der Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in München. 1891, pag. 84.
32a. Ribbert, Über die Regeneration der Mamilla etc. Archiv f. mikr. Anat. 37. Bd.
33. Schultze, O., Entwickelung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 47. Bd.
33a. — Zur ersten Entwickelung des braunen Grasfrosches. Gratulationsschrift für Kölliker. Leipzig 1887.
34. — Über Achsenbestimmung des Froschembryo. Biologisches Centralblatt 1887.
35. — Über die Entwickelung der Medullarplatte des Froscheies. Verhandlungen der physikalisch-med. Gesellschaft zu Würzburg. 23. Bd. 1889.
36. — Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 45. Bd. pag. 177.
36a. Waldeyer, W., Archiblast und Parablast. Archiv f. mikr. Anat. 22. Bd
37. Weismann, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena, 1892
38. Zahn, F. W., Über das Schicksal der in den Organismus implantierten Gewebe. Virchow's Archiv, 95. Bd. pag. 369 ff.
39. Ziegler, E., Lehrbuch der allgemeinen und speziellen pathologischen Anatomie und Pathogenese. Jena 1881.
40. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders Amphibien und Reptilien. Cassel und Berlin 1885.

# Erklärung der Figuren

## auf Tafel XV—XVIII.

---

### Gemeinsame Bezeichnung:

| | |
|---|---|
| *d* = Dotterhaut | *i* = Intraovat |
| *ect* = Ektoderm | *m* = Medullarrohr |
| *extr* = Extraovat | *mes* = Mesoderm |
| *ent* = Entoderm | *u* = Urdarm |
| *ei* = Ei | *us* = Ursegment. |
| *f* = Furchungshöhle | |

Die Figuren 1—12 wurden mit der Camera lucida bei 40- resp. 55facher Vergrösserung, Fig. 13—23 bei Lupenvergrösserung gezeichnet.

Fig. 1. Rana fusca, Gastrula, im unteren Drittel quer durchstochen. Kleines Extraovat (*extr*) aus Zellen aller drei Keimblätter von der Dotterhaut umgeben. Rechts vom Extraovat eine Stelle (*pr* Primitivstreif ?), in der alle drei Keimblätter verlötet sind, durch viele Schnitte zu verfolgen. In den vorhergehenden und nachfolgenden Schnitten zeigt sich die Ordnung der Keimblätter in das Extraovat hinein mehr oder weniger wieder hergestellt. Konserviert nach 7½ Stunden. Vergr. 40. Querschnittsserie.

Fig. 2. R. fusca. Blastula, resp. beginnende Gastrula, denn der Pigmentrand war an einer Seite sehr scharf abgegrenzt und schon 4 Stunden nach der Operation war der Urmund deutlich. Das Ei wurde am weissen Pol angestochen; das Extraovat liegt neben dem Urmund; es ist von den Keimblättern der Gastrula aus postgeneriert; das Entoderm ist undeutlich abgegrenzt, Mesoderm ist nicht zu erkennen. Die Schnittrichtung entspricht der Längsachse durch Ei und Extraovat, bildet aber mit der Medianebene des Eies einen spitzen Winkel. *ft* Falte (oder Einstülpung ?) der Extraovatwand, die in anderen Präparaten (vgl. Fig. 7) noch viel deutlicher ist. *dz* Zellen des Dotterlagers, nicht differenziert. Konserviert nach 22½ Stunden. Infolge

des Dotteraustritts hat sich die Wand des Eies etwas nach innen gefaltet, trotzdem sind die Keimblätter deutlich; bei *pr* waren alle Keimblätter verschmolzen (Primitivstreif?).

Fig. 3. R. fusca. Dasselbe Stadium wie in Fig. 2 beschrieben, seitlich, d. h. zwischen schwarzem Pol und Urmundanlage, operiert. Das Extraovat hat sich entwickelt, wird aber dann abgeschnürt und wie das Verhalten der Dotterhaut an der Abschnürungsstelle beweist, verlagert. Konserviert nach $5^1/_2$ Stunden. Sagittalschnitt, entsprechend dem Stadium zwischen Fig. 29 und 30 bei Götte, Fig. 1 (33a) bei O. Schultze. Bei *ft* ist die Eiwand wieder nach innen gefaltet.

Fig. 4. R. fusca. Dasselbe Stadium am dunklen Pol operiert. Das Extraovat sitzt mit breiter Basis dem Ei auf und ist mit ihm durch eine kraterförmige Öffnung verbunden; es weist eine eigentümliche, einer Gastrula ähnliche Schichtung auf, die ich auf „Selbstordnung der Furchungskugeln" (Roux) in erster Linie zurückführe; es wird dadurch die ev. spätere postgenerative Vereinigung des Extraovats mit dem Ei vorbereitet. Das Ei war zur Gastrula entwickelt, der Schnitt geht aber durch den nicht gastrulierten (ventralen) Teil. Konserviert nach $22^1/_2$ Std. *dsch* Deckschicht, *us* unbestimmte Zellen, *as* absterbende isolierte Zellen zwischen den feinen Lamellen der schleimigen Hülle (*h*), die den Zwischenraum zwischen Ei und Extraovat ausfüllt und von der Dotterhaut (*d*) des Eies, resp. derjenigen (*d'*) des Extraovats herstammt.

Fig. 5. Siredon pisciformis. Gastrula mit kleinem Urmund am dunkeln Pol, d. h. gegenüber dem Urmund, operiert. Es blieb als Folge der Operation ein Defekt im Ektoderm, der durch Entodermzellen (*ent'*) verstopft wird. Das zweischichtige Ektoderm wird in der Nähe der Wunde einschichtig; die Ektodermzellen breiten sich platt aus, um die Wundfläche zu bedecken; eine Umwandlung von Entoderm in Ektoderm findet nicht statt. Das Mesoderm ist nach der Wunde zu nicht differenziert. *ectg* Ektodermgrenze. 76 Stdn. nach der Operation konserviert. Vergr. ca. 45 fach.

Fig. 6. Rana fusca. Das in Fig. 2 beschriebene Stadium am schwarzen Pol operiert. Extraovat entwickelt. Bei × ist auf den vorhergehenden Schnitten die Ektodermschicht noch nicht geschlossen, sondern es besteht hier noch eine Kommunikation zwischen Ei und Extraovat. Im Innern des letztern liegen noch einige isolierte Ektoderm- (*ect'*) und Dotterzellen (*dz'*). Das Extraovat wird bei der weiteren Entwickelung des Eies abgeschnürt werden. Konserviert nach $21^1/_2$ Stunden. Vergrösserung: 55 (Zeiss, Obj. A, Ok. II, Tubuslänge 155 mm).

Fig. 7. Rana fusca. Beginnende Gastrulation. Über der dorsalen Urmundlippe quer durchstochen, nach $7^1/_4$ Std. konserviert. Das Extraovat wird von der Eiwand aus postgeneriert. Die äussere Lage des Ektoderms (Deckschicht) umfasst schon beinahe das ganze Extraovat und bildet bei *ft* eine eigentümliche Falte oder wohl richtiger Einstülpung in das Innere des Extraovats. Im Stichkanal liegt Schleim (*sch*); die äusserste Schicht des Extraovats besteht bei *dk* aus zerfallenden Dotterzellen (Vgl. Roux, 25a).

Fig. 8. S. p. Grobe Morula am schwarzen Pol und an der Pigmentgrenze angestochen. Nach 73¾ Stunden war das Ei zum Embryo mit geschlossenem Medullarrohr entwickelt. Beide Extraovate verschoben sich im Laufe der Entwickelung des Eies; das an der Pigmentgrenze entstandene wurde zuletzt an dem schon klein gewordenen Urmund beobachtet (nach 47¾ Stunden) und verschwand dann; das andere lag bei der Konservierung (nach 73¾ Std.) seitlich am Bauche des Embryo. Der Schnitt zeigt nur einen Teil des Extraovats, welches an den folgenden Schnitten noch durch eine Ektodermbrücke von × aus mit ×¹ verbunden ist; bei ×² besteht auf einigen der folgenden Schnitte eine Kommunikation mit dem Mesoderm (vgl. p. 338); *sch* subchordaler Strang.

Fig. 9. S. p. Extraovat durch Ektoderm vollständig vom Embryo abgeschnürt. Es bildet eine grosse Blase am Rücken des Embryo, im Innern mit Flüssigkeit und zerfallenden Dotterzellen (*dz*) erfüllt.

Fig. 10. S. p. Eine Furchungskugel des Vierzellenstadiums angestochen. Extraovat (vgl. pag. 338) und Ei entwickelten sich, wurden aber am 5. Tage todt gefunden. Da der Embryo post mortem konserviert wurde, sind die Zellschichten etwas gelockert. Man sieht aber deutlich, dass das Extraovat nach aussen vom Ektoderm, nach innen, dem Ei zugewandt, vom Mesoderm begrenzt ist. Die Dotterzellen (*dz*) im Extraovat weisen auf den ursprünglichen Zusammenhang mit dem Innern des Eies hin, der dann durch Postgeneration des Mesoderms (Coelomsäcke) aufgehoben wurde.

Fig. 11 a—c. R. f., Gastrula, Urmund gross, dorsale Lippe parallel ihrer ersten Anlage quer durchstossen. Ein Lappen ist mit der Eiwand in Verbindung geblieben, aber als „Intraovat" in das Ei verlagert. An der Operationsstelle war das Ei noch nicht gastruliert; trotzdem haben die Schichten der Eiwand im Intraovat ihre Differenzierung in eine dunkle äussere und helle innere bewahrt. Ein kleines Extraovat (*extr*) ist abgestorben; der Blindsack des Intraovats ist bei 11 a—b schon nach innen abgeschnürt und hat nur in der mittleren Längsachse noch den Zusammenhang mit dem Ei festgehalten (11c—i) konserviert nach 2 Stunden.

Fig. 12 a—c. R. f., Gastrula über dem Urmund parallel der dorsalen Lippe quer durchstochen. Ein Komplex von Ektodermzellen ist in das Ei hineingerissen und hat sich als „Intraovat" zu einer kleinen Morula entwickelt. Konserviert nach 7½ Stunden. Ein kleines Extraovat ist noch lebendig und im Zusammenhang mit dem Ei (*extr* 1), ein anderes gegenüber liegendes abgeschnürt und tot (12 c, *extr* 2).

Fig. 13. Sir. p. Morula am schwarzen Pol angestochen. Nach 50 Std. konserviert. Das Extraovat ist vom schwarzen Pol zum Urmund abwärts verschoben. *um* Urmund.

Fig. 14 und 15. S. p. Blastulae am schwarzen Pol operiert. Extraovate ventral. *K* Kopf, *schw* Schwanz.

Fig. 16. S. p. Feinkörnige Morula am schwarzen Pol angestochen. Extraovat als Geschwulst am Bauche des Embryo. *Ki* Kiemen.

Fig. 17 a—b. S. p., Blastula am schwarzen Pol angestochen. Gestielte Geschwulst an der ventralen Seite des Kopfes. 17a. Ansicht vom Rücken, 17 b. vom Bauche her.

Fig. 18. S. p. Morula, Pigmentgrenze angestochen. Extraovat als Geschwulst am Rücken (Schwanzende).

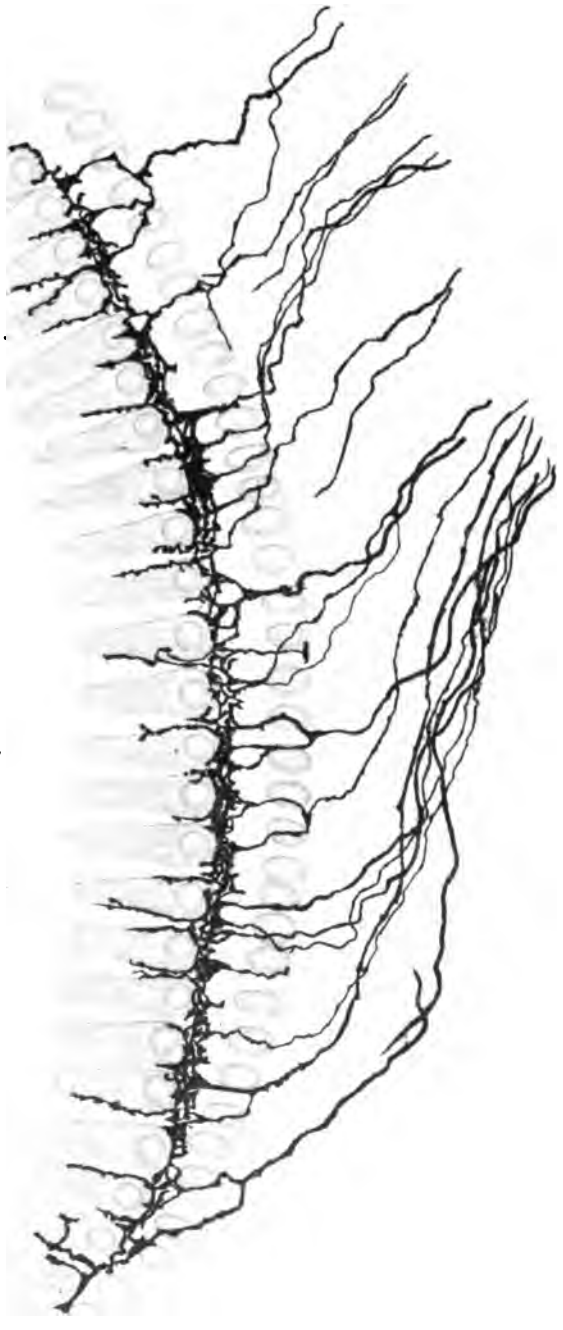
Fig. 19. S. p. Blastula am schwarzen Pol operiert. Extraovat am Bauch. Dasselbe wurde im Ei nach neun Tagen vom Embryo abgeschüttelt und blieb als runzelige Blase neben ihm in der Eihülle liegen.

Fig. 20. S. p. Gastrula etwas unterhalb des Äquators operiert (keilförmige Excision). Durch den Defekt entsteht eine Spina bifida. 20a. Operationsstelle der Gastrula, 20b. Embryo mit Spina bifida; *um* Urmund.

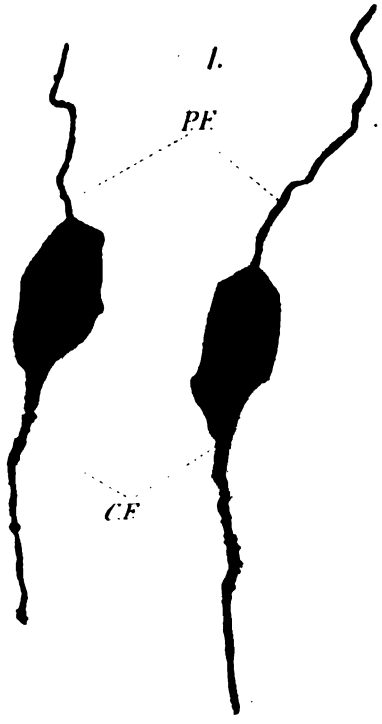
Fig. 21. S. p. Eine Furchungskugel des Vierzellenstadiums zerstört. Spina bifida. *schw* Schwanzknospe.

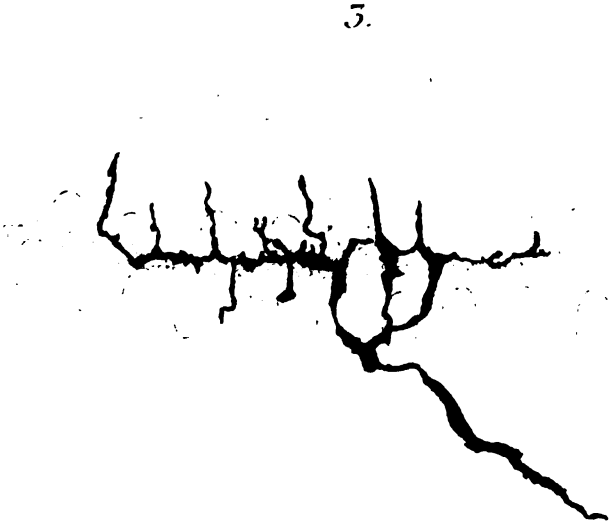
Fig. 22. S. p. Blastula am schwarzen Pol operiert. Statt des Kopfes trägt der Embryo eine Geschwulst (Acephalus, Foerster, p. 58).

Fig. 23. S. p. Gastrula über dem Urmund in der „Rückenrinne" (*r*) (O. Hertwig) operiert. 23a. Operationsstelle der Gastrula, 23b. Embryo-Mylacephalus, I. G. St. Hilaire (Foerster, p. 58); *um* Urmund.



2


1.
PF
CF


3.

4.

1.

6.

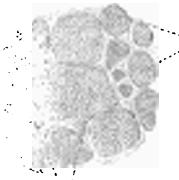
12.

2.

7.

8.

11.




3.

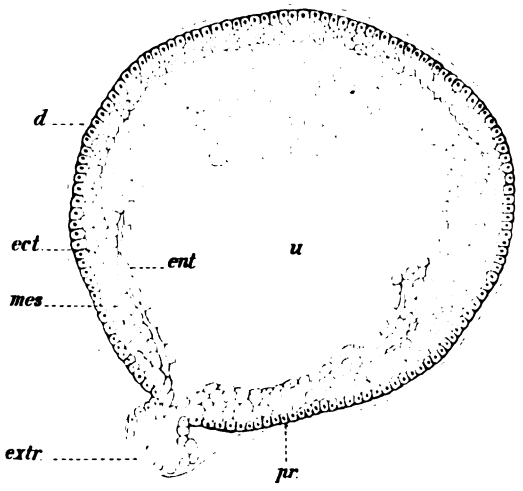
9

4.

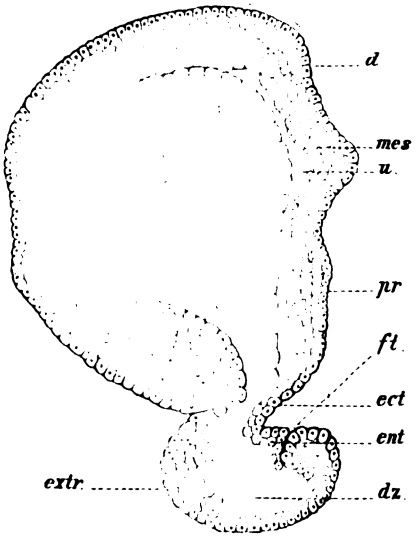
5.

10.

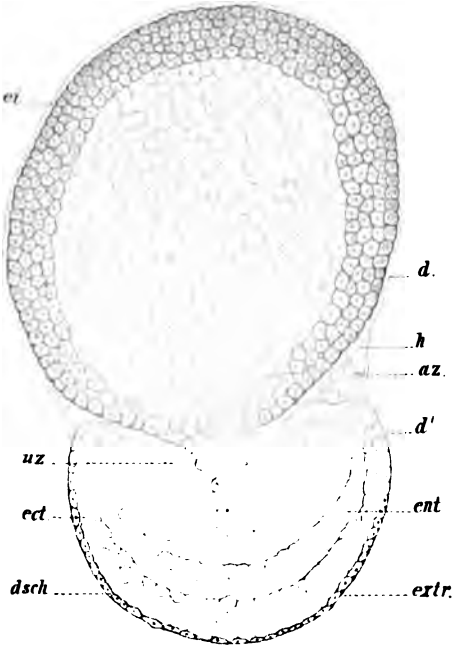
1.



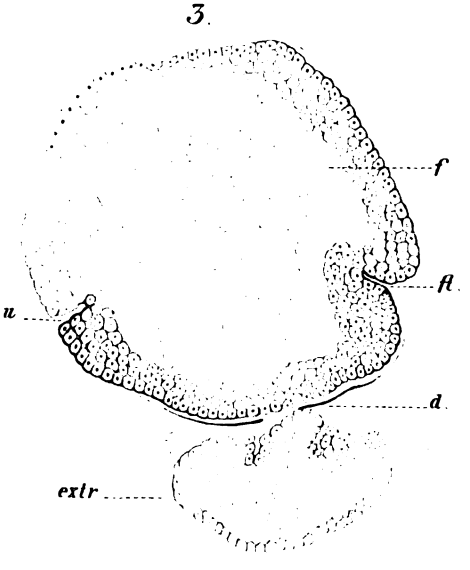

2.




4.

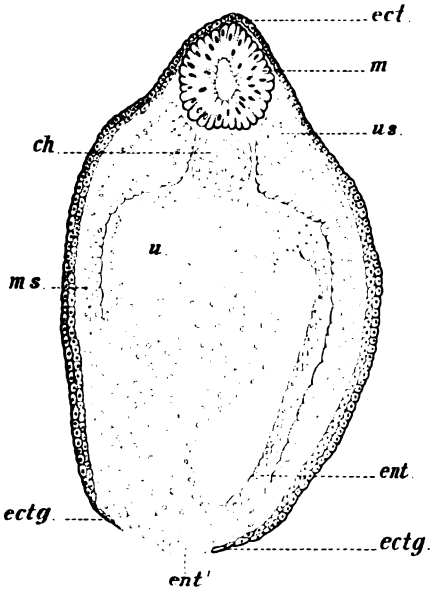



3.

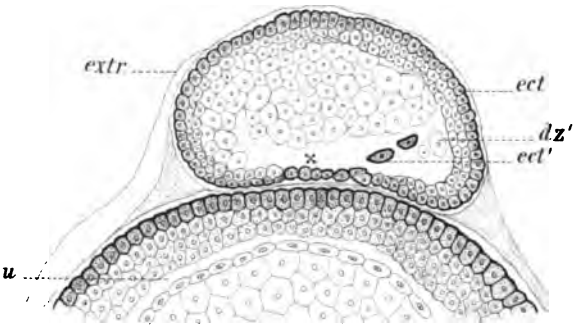



Verlag von

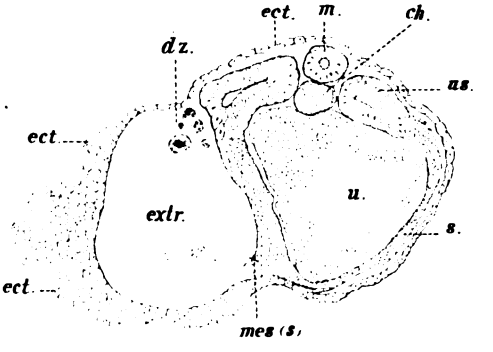
5.


ect
m
us
ch
u
ms
ent
ectg
ectg
ent'

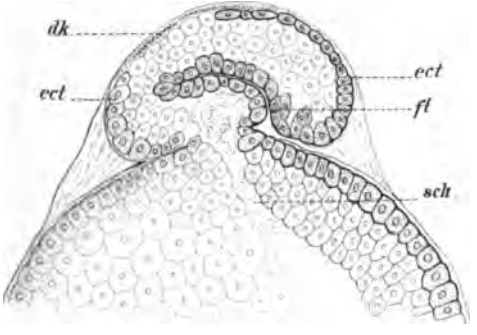
6.


extr
ect
dz'
ect'
u

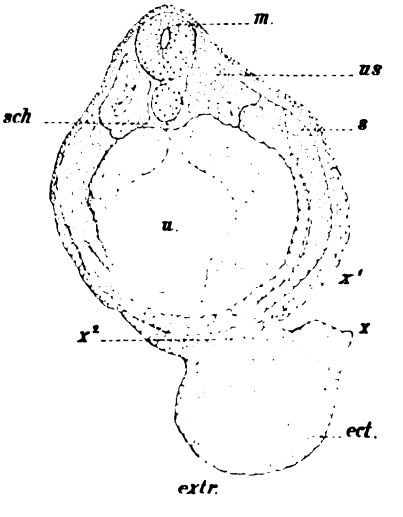
10.


ect
m
ch
dz
us
ect
extr
u
s
ect
mes (s)

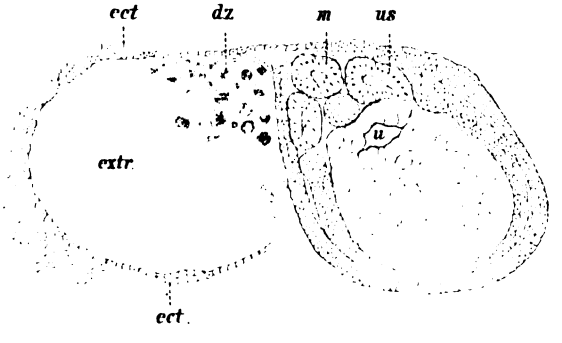
7.


dk
ect
ect
fl
sch

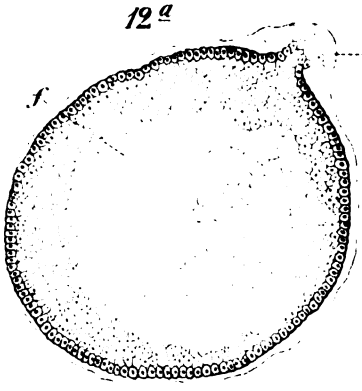
8.


m
us
sch
s
u
x'
x
x²
ect
extr

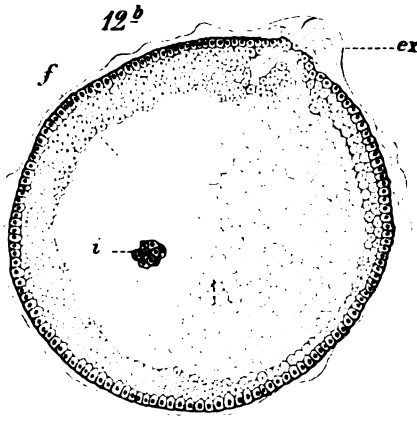
9.


ect
dz
m
us
u
extr
ect

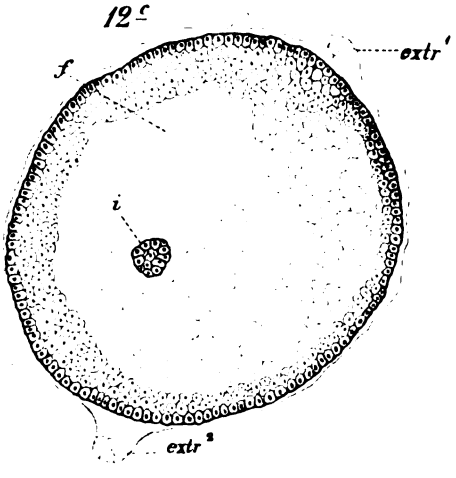
12 a



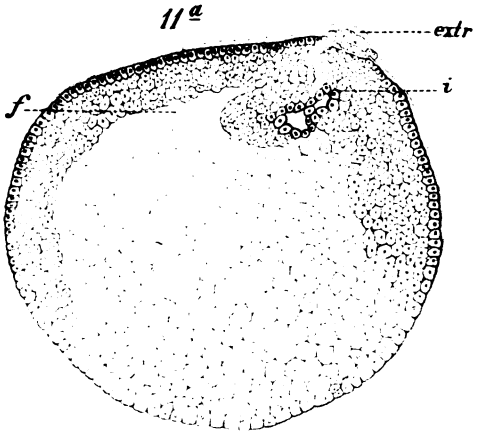

12 b



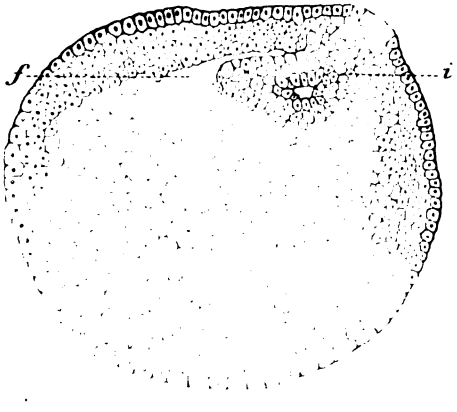

12 c



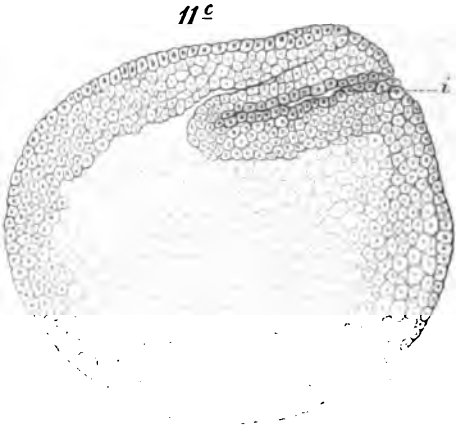

11 a




11 b

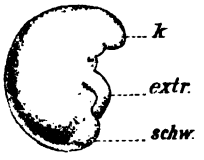



11 c

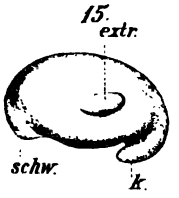


13.

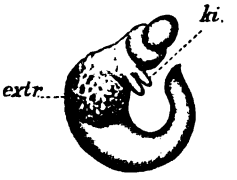
14.



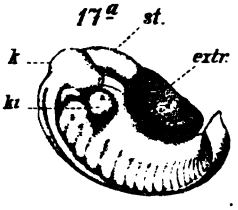

15.



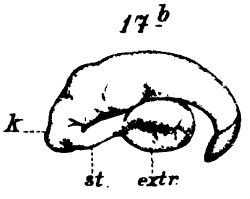

16.




17a

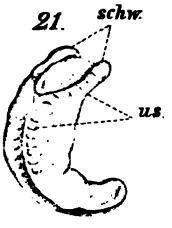



17b

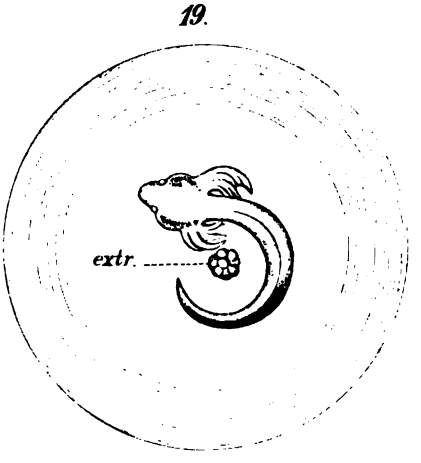



18.

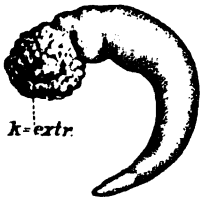
21.



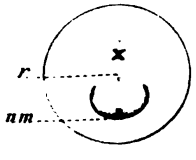

19.



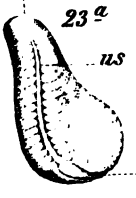

22.




23.

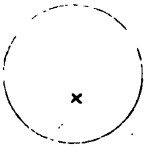



23a

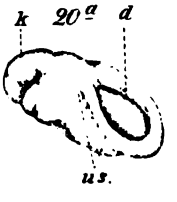



23b

20.




20a



Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden.

# Anatomische Hefte.

Unter Mitwirkung von Fachgenossen

herausgegeben von

**Fr. Merkel,**
o. ö. Professor der Anatomie in Göttingen,

und

**R. Bonnet,**
o. ö. Professor der Anatomie in Giessen.

**Heft I** enthält: J. Disse, Untersuchungen über die Lage der menschlichen Harnblase und ihre Veränderung im Laufe des Wachsthums. Mit 10 Tafeln, 3 Skizzen im Text und 2 Kurventafeln. — Fr. Merkel, Ueber die Halsfascie. Mit 5 Abbildungen. — Preis M. 12.60.

**Heft II** enthält: H. Strahl, Untersuchungen über den Bau der Placenta. V. Mit 19 Abbildungen auf 3 Doppeltafeln. — F. W. Lüsebrink, Die erste Entwickelung der Zotten in der Hunde-Placenta. Mit 8 Abbildungen. — H. Junglöw, Ueber einige Entwickelungsvorgänge bei Reptilien-Embryonen. Mit 6 Abbildungen. — K. v. Kostanecki, Ueber Centralspindel-Körperchen bei Karyokinetischer Zelltheilung. (Mit 4 Abbildungen.) — Preis M. 11.40.

**Heft III** enthält: Fr. Merkel, Jacobson'sches Organ und Papilla palatina beim Menschen. Mit 7 Abbildungen. — R. Bonnet, Ueber Hypotrichosis congenita universalis. Mit 11 Abbildungen auf Tafel XXII und XXIII und 1 Textabbildung. — Fr. Merkel und Andrew W. Orr, Das Auge des Neugeborenen an einem schematischen Durchschnitt erläutert. Mit 3 Abbildungen auf Tafel XXIV. — K. v. Kostanecki, Die embryonale Leber in ihrer Beziehung zur Blutbildung. — K. v. Kostanecki, Ueber Kerntheilung bei Riesenzellen nach Beobachtungen an der embryonalen Säugethierleber. Mit 1 Tafel. — F. Siebenmann, Die Metall-Korrosion Semper'scher Trockenpräparate des Ohres. — Ferdinand Frobeen, Zur Entwickelung der Vogelleber. — Preis M. 12.—.

**Heft IV** enthält: Wilhelm Grosskopf, Die Markstreifen in der Netzhaut des Kaninchens und des Hasen. Mit 10 Abbildungen auf Tafel I/II. — Franz Vay, Zur Segmentation von Tropidonotus Natrix. Mit 2 Abbildungen auf Tafel III. — Hermann Stieda, Die Anomalien der menschlichen Hinterhauptsschuppe. Mit 10 Abbildungen auf Tafel IV/V, VI/VII. — Anton Smiechowski, Die Bedeutung der Megasphären in der Keimscheibe des Hühnchens. Mit 8 Figuren auf Tafel VIII. — R. Zander u. H. Stieda, Persistenz des Urnierentheiles der linken Kardinalvene beim erwachsenen Menschen. Mit 1 Abbildung auf Tafel IX. — Preis M. 12.60.

**Heft V** enthält: J. Disse, Ueber die Veränderungen der Nierenepithelien bei der Sekretion. Mit 9 Abbildungen auf Tafel X. — C. J. Eberth und Richard Bunge, Die Endigungen der Nerven in der Haut des Frosches. Mit 14 Figuren im Text und 5 Figuren auf Tafel XI. — J. Niemack, Maculae und Cristae acusticae mit Ehrlich's Methylenblaumethode. Mit Fig. 1—5 auf Tafel XII/XIII. — J. Niemack, Der nervöse Apparat in den Endscheiben der Froschzunge. Mit Fig. 6 und 7 auf Tafel XII/XIII. — K. v. Kostanecki, Ueber die Schicksale der Centralspindel bei karyokinetischer Zelltheilung. Mit 36 Figuren auf Tafel XIV/XV. — E. Kallius, Ein einfaches Verfahren, um Golgische Präparate für die Dauer zu fixieren. — Preis M. 11.40.

**Heft VI/VII** enthält: Wilhelm Roux, Beiträge zur Entwickelungsmechanik des Embryo. — Dr. med. Victor Schmidt, Das Schwanzende der Chorda dorsalis bei den Wirbelthieren. Mit 12 Abbildungen auf Tafel XVI, XVII und XVIII. — Prof. H. Strasser und A. Gassmann, Hülfsmittel und Normen zur Bestimmung und Veranschaulichung der Stellungen, Bewegungen und Kraftwirkungen am Kugelgelenk, insbesondere am Hüft- und Schultergelenke des Menschen. Mit 9 Figuren, Tafel XIX—XXVIII und 7 Figuren im Text. — Karl Bersch, Die Rückbildung des Dottersackes bei Lacerta agilis. Mit 8 Figuren auf Tafel XXIX/XXX. — Preis M. 18.60.

**Heft VIII** enthält: S. Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. Mit 12 Textfiguren und 38 Abbildungen auf Tafel I/VIII. — H. Steinbrügge, Ueber das Verhalten des menschlichen Ductus cochlearis im Vorhofsblindsack (Reichert). Mit 7 Figuren im Text. — P. Lesshaft, Die Architektur des Beckens. Mit 11 Textfiguren und 2 Figuren auf Tafel IX, X/XI.